00087815

Digitized with financial assistance from the
Government of Maharashtra
on 18 July, 2018

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SEPTIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

5751. — BOURLOTON. — Imprimeries réunies, A, rue Mignon, 2, Paris.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SEPTIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

E7815

TOME QUATRIÈME

LIBRARY OF THE ROYAL ASIATIC SOCIETY. BOMBAY BRANCH

PARIS
G. MASSON, ÉDITEUR
LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
Boulevard Saint-Germain et rue de l'Éperon
En face de l'École de médecine
1886

God
Fo 581.1
Tie/Anc
87815

ÉTUDES

SUR L'ORGANISATION ET LA DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

DES

PLOMBAGINACÉES

Par M. Paul MAURY

INTRODUCTION

HISTORIQUE

Ce sont des propriétés médicinales, actuellement fort peu appréciées, qui ont valu à certaines plantes de la famille des Plombaginacées une réputation presque universelle, aussi bien dans l'antiquité, chez les Grecs et chez les Romains, que de nos jours encore chez la plupart des peuples des régions intertropicales de l'un et de l'autre monde.

Il me semble fort difficile de déterminer exactement quelles espèces ont voulu désigner dans leurs travaux et sous une multitude de noms différents les anciens botanistes. Tout ce qu'il est possible de faire, c'est de rapporter à deux genres les diverses plantes auxquelles on a attribué tant de vertus spéciales.

D'un côté, Dioscoride et Pline nous apprennent qu'il existait une herbe appelée *Molybdena* susceptible de guérir le *plumbum*, maladie des yeux. C'est cette herbe que Clusius appelle *Dentilaria*, notre Dentelaire, à laquelle, de son temps, à Montpellier, on attribuait la propriété de guérir les maux de

dents (1). C'est, on le voit, d'un *Plumbago* qu'il s'agit (2).

D'un autre côté, les anciens connaissaient, sous les noms de *Behen* et *Limonium*, des plantes propres à arrêter les hémorrhagies et à guérir les tumeurs malignes. C'est une de ces plantes que Dalechamp désigne sous le nom de *Statice Plinii* (3), et toutes elles doivent être rapportées au genre *Statice*.

Il serait trop long et hors du plan que je me suis tracé, d'exposer les différents noms donnés à quelques-unes des plantes qui nous occupent, par les vieux auteurs (4) : on sait de reste combien était défectueuse leur nomenclature. Je m'appliquerai seulement à faire ressortir que chez Dodoens, Lobel, Clusius, Fuchs, Dalechamp, Tabernæmontanus, on ne trouve aucun essai de groupement méthodique des Plombaginacées entre elles, aucune tentative de rapprochement de ces plantes avec d'autres.

(1) C. Clusius (*Plantarum historia*, 1596) donne une figure du *Plumbago* et dit : « Antonius Nebrissensis hanc plantam Lepidium vocavit. Sunt qui Molybdenam, hoc est, Plumbaginem Plinii putent : vulgo Herba S. Antonii dicitur. Monspellianis meo tempore Dentilaria appellabatur, quod dentium dolori mederi crederetur, etiam manu retenta. Granatenses vulgo Belesa vocant. — Plinio, Molybdena commanducata si oculos subinde clingatur, vel (ut alii malunt) liniatur, plumbum (quod est genus vitii) ex oculo tollitur. »

(2) D'après la note précédente, l'étymologie du mot *Plumbago* est, comme on voit, fort simple : ce mot dérive de *plumbum*, maladie des yeux. On ne doit donc pas la chercher, comme d'autres l'ont fait (Guibourt et Planchon, *Histoire naturelle des Drogues simples*, Paris, 1876, II, p. 457), dans la propriété que possède encore cette plante, lorsqu'elle est sèche et broyée, de produire au toucher des taches couleur de plomb.

(3) Dalechamp (*Hist.*, II, p. 90) nous donne l'étymologie du mot *statice*. Il vient de σατίζειν. « Statice a præsentissima vi qua pollet, sistendæ sanguineæ et cujus vis alius fluxionis nominata. »

(4) La plupart des vieux auteurs ont confondu sous les noms de *Statice*, *Caryophyllus*, *Limonium*, *Gramen marinum*, etc., les plantes de cette famille appartenant aux genres actuels *Statice* et *Armeria*. Souvent même ces noms ont été appliqués à des plantes autres que des Plombaginacées : tels *Caryophyllus* désignant diverses espèces de Caryophyllées ; *Limonium*, nom sous lequel Fuchs, dans son *Historia plantarum* (1542), figure la *Pyrola rotundifolia*. Seul le mot *Plumbago* n'a jamais désigné qu'une plante de ce genre. — Voy. Wallroth, introduction à sa monographie du genre *Armeria* (*Beitrage zur Botanik*, Leipzig, 1845. *Erster Band*, II Heft, p. 168).

Il n'en est pas de même dans le *Pinax theatri botanici* de C. Bauhin (1633). En plaçant les *Plumbago* parmi les Bistortes, à côté des *Limonium*, et les *Statice* près des *Cariophyllus*, Bauhin, en même temps qu'il reconnaissait trois genres différents, établissait entre les *Plumbago* et les *Statice* une distinction profonde, origine des errements de ses successeurs.

Tournefort (1), en effet, pas plus que Bauhin, ne reconnut le caractère gamopétale de la corolle des *Statice*, dont il forma la deuxième section de sa classe VII, *Herbes et sous-arbrisseaux à fleurs polypétales caryophyllées*, tandis qu'il plaçait le *Plumbago* dans la classe II, *Herbes et sous-arbrisseaux à fleurs monopétales*, etc., à côté des Lysimaques et des *Anagallis*.

Linné lui-même partagea ces erreurs, en plaçant dans son *Species* les *Plumbago* dans la *Pentandria monogynia*, et les *Statice* dans la *Pentandria pentagynia*.

Tout autre fut l'arrangement de Michel Adanson, dans son remarquable livre, *les Familles des Plantes* (1763) (2). Il plaça les *Plumbago* dans la famille des Jalaps, *Jalapæ*, et les *Statice* dans celle des Garous, *Thymeleæ*. Mais, comme ses prédécesseurs, il se méprit sur la valeur morphologique de la corolle des Statices. Chose singulière, néanmoins, à l'inverse de Tournefort, ce sont les Jalaps (et par conséquent le *Plumbago*) qu'il rapproche des Alsines (Caryophyllées). Ce rapprochement s'explique par l'opinion d'Adanson sur le placenta des *Boerhavia*, *Jalapa*, *Plumbago* et *Alsine*. Il considérait en effet toutes ces plantes comme ayant une placentation centrale libre, puisqu'il regarde le placenta des *Alsine* « comme une colonne qui occupe le centre du fruit, étant attachée à son extrémité inférieure et supérieure lorsqu'il y a plusieurs loges, et libre et dégagée de son extrémité supérieure lorsqu'il n'y a qu'une loge (3) ». Avec plus de raison, il établit un rappro-

(1) *Institutiones rei Herbariæ*, 1719.

(2) Avant Adanson, B. de Jussieu avait réuni dans le même groupe des *Jalapæ* les Plumbaginées, Nyctaginées, Plantaginées et Amarantées.

(3) *Les Familles des Plantes*, Paris, 1763, 2 vol., II, p. 253. Cette opinion, du reste, a eu ses défenseurs. Voy. en effet, Aug. de Saint-Hilaire : *Sur les*

chement entre les Jalaps et les Amarantes et implicitement les *Blitum*, en considérant la « soucoupe » formée par la réunion des bases des étamines dans les Amarantes, comme l'analogue de ce que Payer a, depuis, appelé le disque des Plombaginacées.

Dans la famille des Garous, le rapprochement d'Adanson entre les *Statice* et *Limonium* d'une part et les *Anagallis* de l'autre est fort juste. Il dit, en effet, que le *Statice* et le *Limonium*, « ayant les étamines opposées aux divisions de cette fausse corolle, paraissent appartenir à la famille des *Anagallis* (1) ». Aussi devons-nous nous étonner, après cette observation si vraie, de voir Adanson regarder les Statices comme dépourvus de corolle.

C'est A. L. de Jussieu (2) qui, le premier, réunit les *Plumbago*, *Statice* et *Limonium* dans une seule et même famille, à laquelle il donna le nom de *Plumbagines* ou Dentelaires, en français. Mais de Jussieu, semble-t-il, ne put se débarrasser de l'opinion admise au sujet de la corolle des *Statice*. Il attribue, en effet, une corolle monopétale aux Statices (*Limonium*).

Quoi qu'il en soit, dès ce moment se trouvent réunies dans un même groupe des plantes d'une parenté étroite et incontestable, et l'œuvre des botanistes, après A. L. de Jussieu, s'est bornée à mieux faire connaître les individus, les caractères et les affinités de cette famille si naturelle. Depuis lors, en effet, se sont succédé, presque sans interruption, des travaux sur des points de morphologie, d'arrangement et de délimitation des espèces ou des genres, qui n'ont fait que confirmer la réunion opérée par de Jussieu.

Dès 1828, Mirbel, dans ses admirables *Recherches sur la*

plantes auxquelles on attribue un placenta central libre, et revue des Familles auxquelles elles appartiennent (*Arch. du Muséum*, II, 1815), et *Morphologie végétale...*, 1 vol. in-8°, Paris, 1840, p. 489. — M. Duchartre a montré le premier quelle était la nature de ce placenta. Voy. *Observations sur l'organogénie florale des Caryophyllées* (*Revue de botanique*, II, p. 846-847, p. 213-225) et *Éléments de botanique*, 3e édition, 1885.

(1) *Loc. cit.*, p. 278.

(2) *Genera plantarum*, 1789.

structure de l'ovule (1), traçait le développement de l'ovule de l'*Armeria* et rien, depuis, n'est venu infirmer les descriptions de cet habile observateur.

En 1836, John Lindley (2), le premier, donna à la famille le nom de *Plumbaginaceæ*, que nous lui conservons conformément à la nomenclature de de Candolle, et il indiqua une affinité obscure, il est vrai, mais justifiable, avec les *Nyctaginaceæ*.

Peu après lui, et presque en même temps, plusieurs botanistes s'occupèrent des Plombaginées et émirent à leur sujet des opinions qu'il importe d'examiner.

Tout d'abord, en 1840, G. Ebel donne une monographie du genre *Armeria* (3). Son travail peut se diviser en deux parties : les recherches morphologiques et la description des espèces. Dans la première partie, nous intéressant seule pour le moment, Ebel suit le développement de l'*Armeria* depuis la germination de la graine jusqu'à la fructification, traitant successivement du développement et de la structure de chaque organe, et émettant des idées fort justes dont bien peu ont été controversées. C'est ainsi que, le premier, il reconnut par l'étude organogénique de la fleur, que la corolle des *Armeria* est gamopétale, contrairement à ce que pensait de Jussieu (4). Mais il se trompa lorsqu'il crut observer que les étamines naissent avant les pétales (5). Son travail est donc d'une

(1) *Nouvelles recherches sur la structure de l'ovule végétal et sur ses développements*, premier mémoire lu à l'Académie royale des sciences le 28 décembre 1828.

(2) *A natural system of Botany, vegetable Kingdom*, 2e édition, Londres, 1838.

(3) G. Ebel, *De Armeriæ genere. Prodromus Plumbaginearum familiæ. Regimontii Prussorum*, 1840, in-4° avec planche.

(4) V. de Jussieu, *Genera plantarum*, p. 92. Observ.

(5) Ebel, *loc. cit.*, p. 16 : « Re vera dentium calycis quidem apices, quoad ego observaverim, semper primi exoriuntur, quos nunquam corollæ lobi excipere videntur, sed staminum antheræ; tum demum lobi corollæ, postremo pistilla sequuntur. Tempus igitur, quo floris verticilli progerminent, spectantibus primo de staminibus disserendum erit, tum demum de corolla. Cum autem hæc posteriore tempore illa crescendo æquiparet qui etiam superet, nunc eam tractare

importance réelle et cependant il semble avoir passé inaperçu de beaucoup d'auteurs.

En 1844, A. Grisebach (1) émit, au sujet de la corolle des Plombaginacées en général, une opinion dont l'influence s'est prolongée jusqu'à notre époque. S'appuyant sans doute sur l'observation erronée d'Ebel au sujet de l'apparition des étamines, il regarda la corolle comme une couronne staminale et, par comparaison avec ce qu'il croyait se passer chez les Plantaginées, il déclara les Plombaginacées dépourvues de corolle. Depuis, bon nombre d'auteurs, adoptant cette opinion, firent des Plombaginacées les voisines des Plantaginées.

Par une singulière coïncidence, en cette même année 1844, Marius Barnéoud présentait comme sujet de thèse une étude sur les Plantaginées et les Plumbaginées (2). Très probablement, à en juger du moins par l'absence de citations, Barnéoud ne connut ni le travail d'Ebel, ni la note de Grisebach. Bien des erreurs sont à relever dans le mémoire de Barnéoud, et j'aurai à les réfuter dans le cours de ces recherches, mais je dois dès maintenant lui rendre cette justice que non seulement il reconnut, comme Ebel, le caractère gamopétale des plantes de cette famille, mais qu'il établit nettement l'antériorité d'apparition de la corolle sur l'androcée. Enfin, il conclut de son étude comparative des Plantaginées et des Plombaginées que ces familles ne sauraient être réunies, comme venait de le faire Endlicher (3).

En 1845, M. Wallroth donna une nouvelle monographie du genre *Armeria* (4). C'est un travail uniquement consacré à la

liceat... Postquam antherarum protuberentia (quæ prius corollæ lobi evolvi audivimus) paulisper excreverunt... »

(1) *Spicilegium Floræ rumelicæ et bithynicæ*, A. Grisebach, Brunswig, 1844, 2 vol., II, p. 295 et sq.

(2) M. Barnéoud, *Recherches sur le développement, la structure générale et la classification des Plantaginées et des Plumbaginées.* Paris, 1 vol. in-4° avec pl.

(3) Endlicher, *Genera plantarum*, p. 346 et sq., ordo CXVI.

(4) *Monographischer Versuch über die Gewächs. — Gattung* Armeria *Willd. — Beiträge zur Botanik von Dr Friedr. Wilh. Wallroth. Erster Band*, II Heft, 1845, p. 168.

révision et à la délimitation des espèces de ce genre. Dans une introduction historique, où il énumère les différents noms successivement attribués par les auteurs à une ou plusieurs espèces, Wallroth passe en revue les opinions des anciens botanistes et critique vivement l'arrangement adopté par Linné. Puis, rejetant la plupart des faits proposés par Ebel pour servir de base à une détermination spécifique, il expose quels sont, pour lui, les caractères importants qu'on peut invoquer pour un diagnostic certain. Ces caractères sont : en premier rang ceux qu'offrent le fruit, puis ensuite ceux tirés de la forme des diverses autres parties de la plante, racine, tige, feuilles et inflorescence. On ne trouve donc rien dans ce travail, tout entier de classification, qui fournisse un renseignement sur une question d'ordre organographique.

Les travaux descriptifs de Spach et de Jaubert (1), bien qu'ils aient fait connaître un certain nombre d'espèces nouvelles pour différents genres, n'apportèrent aucune modification sérieuse à la façon dont cette famille était alors comprise.

La première monographie vraiment complète des Plombaginacées, et la seule jusqu'ici, est celle que E. Boissier en a donnée en 1848 dans le *Prodrome* de de Candolle (2). Boissier comme Barnéoud et Brongniart (3) reconnut une corolle au *Statice* et à l'*Armeria* et rejeta l'opinion de Grisebach. Il montra enfin que cette famille est plus voisine des Primulacées que des Plantaginées. Mais il commit plusieurs erreurs morphologiques de détails, entre autres celle que F. Pétri a relevée au sujet de la nature de la gaine de l'*Armeria* (4). Quoi

(1) Jaubert et Spach, *Illustrationes plantarum orientalium.* — Ed. Spach (*Histoire naturelle des végétaux, suites à Buffon. Phanérogames*, X, 1841, p. 331) divisait les Plombaginées en deux tribus : 1° les Plumbagées (*Plumbagineæ*) comprenant les genres *Plumbagella* Spach, *Plumbago* Tourn., *Plumbagidium* Spach, *Ceratostigma* Bge, *Vogelia* Lamk; 2° les Staticées (*Staticeæ*), comprenant les genres *Limoniastrum* Mœnch., *Statice* Lin., *Armeria* Willd., *Ægialitis* R. Br.

(2) De Candolle, *Prodrome*, t. XII, 1848.

(3) *Énumération des genres de plantes cultivées au Muséum d'histoire naturelle de Paris*, par Ad. Brongniart, Paris, 2e édit., 1850.

(4) Boissier (*Prodr.*, XII, p. 674, en note) dit, en effet : « Vagina inversa capi-

qu'il en soit, Boissier établit d'une façon très nette les différents genres de cette famille, au nombre de dix : *Ægialitis* R. Br., *Acantholimon* Boiss., *Goniolimon* Boiss., *Statice* Lin., *Armeria* Willd., *Limoniastrum* Mœnch., *Plumbagella* Spach, *Plumbago* Tourn., *Valoradia* Hochst., *Vogelia* Lamk. Il rejeta le genre *Armeriastrum* Jaub. et Spach, qui n'était qu'un composé d'espèces appartenant manifestement à plusieurs genres distincts. On verra bientôt dans quelles limites l'arrangement de Boissier a pu varier.

Je signalerai simplement ici, à son rang chronologique, l'étude du développement de la fleur faite par Payer en 1857 dans son *Traité d'organogénie*. Plus loin j'aurai à examiner les résultats de cette étude; qu'il me suffise de faire observer maintenant que Payer ne vérifia aucune des assertions de Barnéoud, et qu'il démontra d'une façon formelle la nature corolline de ce que Grisebach appelait *couronne staminale*.

En 1858, D. Oliver (1) présentait à la Société Linnéenne de Londres une note sur la structure de quelques espèces de Caryophyllées et sur celle de plusieurs *Acantholimon*, de l'*Arm. maritima* et de *Statice arborea* (*St. fruticans* Webb.). Il rapprochait très heureusement les structures présentées par des espèces de deux familles différentes, et invoquait l'influence d'une végétation analogue pour expliquer des dispositions analogues dans la structure. Son court mémoire, accompagné de deux excellentes planches, est le seul qui ait jusqu'ici fait connaître quelque chose de l'organisation interne des Plombaginacées.

Le mémoire que Frédéric Pétri a publié en 1863 sur le

tuli Armeriarum ex eo provenit quod scapi cito surgentis cuticula rumpitur et cum capitulo a basi longe discedit, quæ evolutio thecam muscorum et volvam fungorum commemorat. Modus est valde singularis, nam ruptura calyptræ, volvæ, ut calycis Eucalypti, etc., in membrana distincta efficit, quæ hic in parte organi (scapus) interne solum accrescentis adest. » Voy. plus bas, p. 70.

(1) *Observations on the structure of the stem in the certain species of the natural orders* CARYOPHYLLEÆ *und* PLUMBAGINEÆ, by Daniel Oliver (*Transactions of the Linnean Society of London*, XXII, 1859, p. 280).

genre *Armeria* (1) est le troisième qu'ont provoqué les particularités organographiques de ces plantes. Ni le consciencieux travail d'Ebel, ni ceux de Wallroth et de Boissier n'avaient pu éclaircir nombre de points délicats et fort importants de la morphologie de ces plantes. Pétri, en reprenant toutes ces questions avec un soin scrupuleux et une méthode parfaite, a pu faire disparaître beaucoup de doutes et d'erreurs. Si, comme on le verra, il m'est impossible d'admettre certaines de ses opinions, je ne puis cependant m'empêcher de reconnaître l'exactitude de presque toutes ses observations et de rendre pleine justice à son mémoire, le seul qui ait établi d'une façon certaine la connaissance morphologique de l'*Armeria*.

En 1865, pour la première fois, M. Gaetano Licopoli (2) fit connaître la structure d'un organe très répandu dans toutes les plantes de la famille et qu'il étudia sur le *Limoniastrum monopetalum*. Mais, chose singulière, à la fin de son travail, dans une note ajoutée après coup, Licopoli revint sur l'idée exacte qu'il avait acquise de la fonction physiologique de cet organe, et ne voulant plus voir en lui un organe d'excrétion, il le considéra comme un stomate analogue à ceux de certains *Marchantia*. Depuis (3), le savant botaniste italien est revenu à son opinion première. Il a donné à ces petits appareils le nom d'*organes calcifères* et en a rencontré d'analogues sur les feuilles de toute une section du genre Saxifrage.

Depuis, MM. de Bary (1877), G. Volkens (1884), Woronin (1885), ont émis sur la structure de ces organes une opinion contraire à celle de Licopoli et que l'on trouvera exposée plus loin.

La monographie du genre *Acantholimon* publiée en 1871

(1) *De genere Armeria. Auct.* Fr. Petri, Berolini, 1863. Broch. 42 p.

(2) *Sulla formazione di alcuni organi nella* Statice monopetala *destinati all' escrezione di sostanza minerale, pel socio ordinario* Gaetano Licopoli (*Annali dell' Academia degli aspiranti naturalisti di Napoli*, 1866, p. 11.)

(3) *Gli stomi e le glandole nelle piante* (*Memoria di* Gaetano Licopoli, *estratta dal vol.* VIII *degli atti della Reale Academia delle scienze fisiche et matematiche di Napoli*, 1878).

par Al. Bunge (1) est sans contredit la plus intéressante de celles qui ont été faites sur les Plombaginacées. En effet, Al. Bunge nous a donné des renseignements de la plus haute importance sur la répartition géographique des espèces de ce genre et leurs affinités réciproques. Si on peut lui reprocher d'avoir créé des espèces trop nombreuses et par suite peu caractérisées, on doit reconnaître qu'il y a été entraîné par la rigueur de ses considérations géographiques et généalogiques, et ce reproche doit tomber devant les résultats généraux si importants que ces deux ordres d'idées, qu'il a en quelque sorte été le premier à invoquer dans l'étude de ces plantes, sont appelés à fournir pour l'histoire de cette famille.

De même que je n'ai fait que mentionner en passant les recherches de Payer concernant les Plombaginacées, de même, je me bornerai à citer pour le moment les noms de E. Reuther et E. Warning qui, l'un en 1876, l'autre en 1878, ont émis des opinions diverses sur le développement de l'ovule et la nature du placenta chez les plantes qui nous occupent. M. Eichler, dans son livre *Blüthendiagramme* (2), sans vouloir absolument se prononcer sur la même question, semble néanmoins adopter l'opinion de Payer contre celle de M. Van Tieghem.

Enfin avec le *Genera* de Bentham et Hooker se clôt la série des travaux relatifs à la famille des Plombaginacées (3). Dans leur magistral ouvrage, les célèbres botanistes anglais conservent dans ses grands traits l'ordre adopté par Boissier, réduisant toutefois le nombre des genres de dix à huit par la réunion du genre *Goniolimon* au genre *Statice* et du *Plumbagella* au *Plumbago*. En outre, ils sont les premiers à indiquer l'affinité de ces plantes avec les Polygonées, affinité jusqu'ici

(1) *Die Gattung* Acantholimon *Boiss., von* Al. Bunge (*Mém. de l'Acad. impér. de Saint-Pétersbourg*, 7e série, t. XVIII, n° 2).

(2) *Blüthendiagramme construirt und erläutert von* Dr A. V. Eichler. Berlin, 1876, I, p. 328.

(3) Bentham et Hooker, *Genera plantarum*, vol. II, *pars secunda*, 1876, p. 623.

restée on peut dire inaperçue malgré son évidence presque manifeste.

Ce rapide coup d'œil jeté sur ce qui a été fait jusqu'à présent pour les Plombaginacées, va permettre de saisir de suite ce qu'il restait encore à étudier et ce que le présent mémoire peut offrir de nouveau.

A part les *Armeria* et les *Acantholimon* qui ont fait, on vient de le voir, le sujet de monographies, aucun des autres genres de la famille n'a donné lieu à une étude approfondie, et personne encore n'a entrepris des recherches suivies sur la structure de ces plantes. Donc, après des travaux suffisamment complets de morphologie ayant donné comme résultat une classification paraissant parfaitement établie, une question intéressante se présentait. Quelle est la structure des Plombaginacées? Cette structure varie-t-elle avec les caractères floraux? Pour quelle part doit-on la faire entrer dans la classification? Quelles causes peuvent la faire varier?

Poser ces questions, c'est en quelque sorte exposer le plan de ce travail destiné à leur fournir une réponse.

Dans une première partie, j'ai, d'un côté, étudié la structure du plus grand nombre d'espèces que j'ai pu me procurer pour chaque genre; de l'autre, j'ai repris les études de mes devanciers sur la morphologie de la fleur, complétant ou rectifiant leurs travaux.

Dans une seconde partie, j'ai comparé les caractères fournis par ces deux ordres de recherches et j'ai essayé d'en tirer une classification générique la plus naturelle, une définition exacte de la famille et sa place dans le règne végétal.

Mais je me suis bien vite aperçu que la conclusion tirée du rapprochement des caractères anatomiques et floraux était incomplète, parce qu'elle ne disait rien sur la cause de variation de la structure interne. J'ai donc essayé, dans une troisième partie, de démontrer que cette cause était la nécessité de s'adapter au milieu et dépendait de la distribution géographique.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE ANALYTIQUE

CHAPITRE I. — ORGANES VÉGÉTATIFS.

§ 1er. — Plumbago.

Les *Plumbago* sont des plantes à tige herbacée, suffrutescente à la base ou bien grimpante et sarmenteuse, mais jamais volubile, c'est-à-dire s'enroulant autour d'un support quelconque (1). Les entre-nœuds de la tige sont d'autant plus

(1) Dans son livre sur *Les mouvements et les habitudes des plantes grimpantes* (trad. franç. de M. le Dr Richard Gordon, Paris, Reinwald, 1877, p. 37), Darwin regarde le *Plumbago rosea* L. comme volubile et décrit l'enroulement d'un jeune pied. Je crois devoir faire disparaître cette erreur qui provient de ce que, comme un grand nombre de plantes sarmenteuses, les *Plumbago* décrivent par leur sommet une courbe de circummutation; mais jamais ils ne s'enroulent comme un *Liseron*, par exemple. J'ai pu me convaincre de ce fait sur un pied de *Plumbago rosea* L., cultivé dans les serres du Muséum, et je puis dire, en outre, que tous les échantillons de l'Herbier ne présentent aucune trace d'enroulement. Enfin, M. J. Poisson ayant eu occasion d'écrire à M. Treub, le savant directeur du Jardin botanique de Buitenzorg, à Java, je le priai de vouloir bien demander à M. Treub, en même temps que des échantillons, son opinion sur l'enroulement du *Plumbago*. Voici la réponse que fit M. Treub et que j'extrais de sa lettre à M. Poisson : « Buitenzorg, 4 novembre 1884..... Pour ce qui est du *Plumbago coccinea*, il me faut dire que l'étiquette ici au jardin porte : *Plumbago coccinea* DC., ce qui est une erreur. Pourtant, je crois que c'est le véritable *Pl. coccinea* Boiss., bien que je n'aie pas eu le temps d'examiner au fond ce point en litige. J'aimerais beaucoup avoir l'avis de M. Maury sur notre *Pl. coccinea*. Notre plante n'est *pas* (*sic*) volubile. J'ajouterai encore que, d'après une planche de la nouvelle édition de la *Flore des Philippines* de Blanco, planche qui m'est tombée entre les mains un de ces jours, le *Pl. coccinea* n'est pas *volubile* non plus. Tout cela s'accorde avec l'opinion de M. Maury..... Treub. » (On sait que le *Pl. coccinea* Boiss. n'est autre que le *Pl. rosea* L., nom que j'adopte, regardant comme un principe de ne jamais changer les noms Linnéens à moins qu'il y ait nécessité absolue, ce qui n'est pas le cas ici.) La plante que M. Treub a eu l'extrême obligeance de

longs qu'ils sont plus jeunes ; ils sont parcourus par des côtes longitudinales droites plus ou moins nombreuses. Leurs feuilles, alternes, sont amplexicaules et à gaine ressemblant fort à certains ocréas des Polygonées. Ces gaines se rétrécissent en un pétiole cependant assez large, ailé, plus ou moins long, qui s'étale presque insensiblement en une feuille de forme généralement losangique ou oblongue et toujours penninerve. A l'aisselle des feuilles naissent des inflorescences ou des rameaux souvent fort peu développés et se réduisant alors à un groupe de trois feuilles, qu'on dirait fasciculées et sessiles. L'ordre d'insertion des feuilles est $\frac{2}{5}$.

Racine. — Les racines sont très longues, cylindriques et d'un diamètre ordinaire de $0^m,01$ à $0^m,02$. Sèches, elles offrent une surface plissée, striée longitudinalement et tranversalement, de couleur brun rougeâtre. Ce sont des racines pivotantes qui s'accroissent indéfiniment, n'émettant en général aucun gros rameau et à radicelles peu nombreuses.

J'ai pu étudier la structure primaire de la racine dans les *P. capensis* et *P. zeylanica*. Si l'on fait une coupe transversale de la racine de l'une de ces deux espèces, âgée de dix jours environ, on trouve sous l'assise pilifère une zone corticale fort épaisse, constituée par un parenchyme à cellules polygonales sans méats et parfaitement limitée, du côté interne, par l'endoderme, dont les cellules, à plissements très délicats, contiennent quelques grains d'amidon. A l'intérieur de l'endoderme, une ou plusieurs assises de cellules constituent l'assise rhizogène enveloppant le cylindre central formé de quatre faisceaux ligneux en croix et quatre faisceaux libériens alternes avec eux. Les faisceaux ligneux se joignent au centre et ne laissent subsister aucune moelle.

Bientôt apparaît à la partie interne du faisceau libérien un arc générateur de cambium qui forme, en dehors du liber

m'envoyer dans l'alcool est bien le *Pl. rosea* L. (*Pl. coccinea* Boiss.), et, comme les échantillons de l'Herbier du Muséum, provenant de l'Inde, des Philippines ou du Laos méridional, elle n'offre pas trace d'enroulement.

secondaire, en dedans des vaisseaux. A partir de ce moment, on peut constater une différenciation dans le développement ultérieur des éléments de la racine, suivant qu'elle appartient aux espèces herbacées : *Pl. europæa*, *Pl. micrantha*, ou aux espèces subligneuses : *Pl. capensis*, *scandens*, *aphylla*, par exemple. Dans le premier cas, il ne se forme pas de zone continue de cambium et les faisceaux libéro-ligneux restent séparés par des rayons médullaires plus ou moins larges. Les vaisseaux sont disposés en files radiales au milieu d'un prosenchyme à cellules faiblement épaissies; le liber forme une sorte de saillie dans la masse du parenchyme cortical, et l'ensemble du faisceau offre la forme d'un fuseau ou d'un coin. Telle est la racine du *Pl. europæa* (fig. 1, pl. I). Dans le second cas, au contraire, les arcs de cambium ne tardent pas à se joindre par leurs extrémités et forment un anneau continu qui enferme les faisceaux ligneux primaires et rejette en dehors le liber. Des faisceaux secondaires se forment de chaque côté de cette zone génératrice : bois en dedans, liber en dehors; de telle sorte qu'au bout d'un certain temps on a une masse ligneuse centrale entourée d'une zone de cambium et de liber. Cette masse ligneuse est formée de fibres courtes à parois fortement épaissies, au milieu desquelles on voit disséminés en files radiales des vaisseaux plus ou moins gros, suivant l'espèce que l'on considère (fig. 2 et 3, pl. I). Enfin, la la zone parenchymateuse située en dedans de l'endoderme, la zone libérienne (1), comprend un certain nombre de cellules à parois épaissies, isolées, ou le plus souvent groupées plusieurs ensemble, formant des arcs irréguliers autour du liber, comme dans le *Pl. capensis*, par exemple.

Dans l'un et l'autre de ces deux cas, à mesure que les racines vieillissent, il se forme sous l'assise pilifère une zone génératrice de suber dont les assises les plus externes s'exfolient lentement. Tout le parenchyme, soit cortical, libérien,

(1) C'est le *péricycle* (voy. L. Morot, *Récherches sur le péricycle ou couche périphérique du cylindre central chez les Phanérogames*, in *Ann. sc. nat.*, 6e série, XX, 1885).

ligneux ou médullaire, devient le siège d'une sécrétion souvent active. Sans qu'il existe d'appareil sécréteur spécial, on voit apparaître dans les cellules et se répandre dans les méats intercellulaires, et très irrégulièrement, un liquide d'un brun jaunâtre, très peu réfringent. C'est le *plumbagin* de Dulong d'Astrafort (1). Dans les racines âgées de toutes les espèces, on rencontre le plumbagin remplissant tous les méats et toutes les cellules du parenchyme. Sur une coupe longitudinale, il est facile de se rendre compte de la localisation de cette sécrétion : on constate, en effet, qu'elle se produit dans les cellules s'unissant parfois bout à bout en file offrant l'aspect d'un canal sécréteur.

En résumé, si l'on examine en coupe transversale une racine adulte de *Plumbago*, on remarque les parties suivantes :

1° *Type du Pl. europœa.*

A la périphérie une zone subéreuse peu large; absence totale des caractères distinctifs de l'endoderme et par suite zone corticale se continuant sans délimitation marquée avec la zone libérienne; pas de fibres scléreuses dans cette zone; masse centrale ligneuse compacte ou parfois divisée en secteurs étroits par des rayons médullaires et à éléments peu épaissis (fig. 2 et 3, pl. I).

2° *Type du Pl. capensis.*

A l'extérieur zone subéreuse très large formant presque entièrement la zone corticale, qui est limitée à l'intérieur par l'endoderme, peu net; zone libérienne à cellules sclérifiées et formant des arcs irréguliers; en face, les faisceaux libéro-ligneux; cambium étroit, masse centrale ligneuse, compacte, à cellules prosenchymateuses fortement épaissies; vaisseaux plus ou moins gros et disposés en files radiales (fig. 3, pl. I).

Tige. — De même que dans la jeune racine on trouvait quatre faisceaux primaires en croix, de même dans une jeune

(1) *Examen chimique du plumbagin, ou matière âcre de la racine de Dentelaire européenne*, par Dulong d'Astrafort (*Journal de pharmacie*, t. XIV, 1828, p. 441-457).

tige de *Plumbago* on trouve quatre faisceaux libéro-ligneux primaires entourés d'un endoderme très net. Quatre autres faisceaux intermédiaires ne tardent pas à se développer dans le méristème primaire, et, à ce moment, la jeune tige comprend les parties suivantes, de la périphérie au centre :

1° L'épiderme, pourvu d'organes spéciaux de sécrétion que je désigne sous le nom d'*organes de Licopoli*, et dont on trouvera plus loin la description. Ces organes existent dans toutes les espèces sans exception (1) ;

2° Zone corticale de huit à dix assises de cellules;

3° Endoderme ;

4° Zone libérienne ;

5° Cylindre central formé de huit faisceaux libéro-ligneux séparés par de larges rayons médullaires et laissant une moelle volumineuse au centre.

Il m'a paru nécessaire de préciser ainsi nettement les éléments de la jeune tige de *Plumbago*, afin de faire mieux comprendre les modifications qui se produisent ultérieurement dans chaque espèce.

A. Premier type : *Pl. micrantha*.

C'est une plante annuelle; le développement complet présente donc, relativement aux autres espèces, un degré très inférieur. Sous l'épiderme en face, d'abord des quatre premiers faisceaux primaires, puis des quatre autres, etc., quatre ou cinq assises externes de la zone corticale deviennent collenchymateuses et produisent une saillie, un angle, une côte de la tige. Sous l'endoderme, les deux ou trois assises de cellules les plus externes de la zone libérienne, épaississant faiblement leurs parois, forment ainsi une gaine continue semi-scléreuse autour du cylindre central. Les faisceaux libéro-ligneux restent séparés les uns des autres par des rayons médullaires larges. Le liber est mou; le faisceau ligneux se compose

(1) A cause de la présence de ces organes dans l'épiderme et des modifications que ce tissu subit dans différents cas, j'ai cru devoir l'étudier dans un paragraphe séparé, pour n'avoir pas, au sujet de chaque genre, à répéter souvent les mêmes choses. Voy. p. 52.

de vaisseaux le plus souvent disposés en triangle ou en forme d'U, dont l'ouverture est tournée en dehors, et d'un parenchyme à éléments courts, peu lignifiés (fig. 5, pl. I).

B. Deuxième type : *Pl. europæa.*

Les jeunes tiges, à part l'épaississement plus considérable des cellules du péricambium, offrent la constitution qui vient d'être décrite. Dans une tige plus âgée, le collenchyme formant la côte de la tige, occupe toute l'épaisseur de la zone corticale jusqu'à la zone libérienne, dont il est nettement séparé par les cellules vides de l'endoderme. Entre chacun de ces angles ou côtes, le parenchyme cortical renferme de la chlorophylle, et l'épiderme, en regard, est muni de stomates. Dans la zone libérienne, les quatre ou cinq assises les plus externes à cellules fortement épaissies, forment un anneau sinueux dont les saillies dirigées en dehors correspondent aux angles collenchymateux de la tige. Les faisceaux libéro-ligneux sont séparés par des rayons médullaires étroits; le liber présente un petit nombre de tubes grillagés en face le faisceau ligneux; le bois est formé d'éléments assez épaissis enveloppant des vaisseaux spiralés et ponctués disposés en U dans chaque faisceau (fig. 6, pl. I).

C. Troisième type : *Pl. scandens.*

La disposition des parties de la tige est identique à celle du type précédent. Deux particularités distinguent seules ce type : c'est, d'une part, la réduction des rayons médullaires, quelquefois leur disparition et l'épaississement considérable des cellules prosenchymateuses du bois qui forme ici un étui médullaire compact; d'autre part, la réduction du collenchyme dans les angles de la tige et le développement correspondant plus grand des cellules scléreuses de la zone libérienne, de telle façon qu'en face chaque angle, il se trouve composé de six ou sept assises de cellules, au lieu de trois ou quatre comme dans les parties intermédiaires (fig. 10, pl. II).

D. Quatrième type : *Pl. aphylla.*

Une coupe transversale de la tige de cette espèce présente l'image d'une roue dentée d'engrenage. Chaque dent corres-

pond exactement à un faisceau libéro-ligneux et à un épaississement énorme de l'arc fibreux libérien en ce point. Le collenchyme, qui dans les types précédents formait les côtes de la tige, a disparu en cet endroit ainsi que *tout le parenchyme cortical*. L'endoderme est, à la pointe de chaque dent, sous-jacent à l'épiderme, et il enveloppe immédiatement le sclérenchyme. Le parenchyme cortical chlorophyllien forme un croissant dont les pointes tournées en dehors appartiennent à deux dents voisines de la roue d'engrenage. En regard de ce tissu chlorophyllien, dans les intervalles ou dépressions comprises entre deux dents consécutives, l'épiderme est pourvu de poils unicellulaires peu allongés, de stomates et d'organes de Licopoli. Le cylindre central est formé d'un bois plus compact et plus lignifié que dans les espèces précédentes, mais dont les vaisseaux sont toujours disposés en forme de V ou d'U (fig. 9, pl. I). Enfin on rencontre dans les cellules de la moelle des cristaux d'oxalate de chaux en forme de petits bâtonnets, souvent maclés. Il n'existe jamais qu'un seul de ces cristaux dans chaque cellule (fig. 9, pl. I).

L'étude du développement, dont je viens d'exposer les résultats, pouvait donc seule faire comprendre les homologies qui existent entre les divers types de ce genre et surtout la remarquable disposition de la zone corticale et de l'endoderme dans le *Pl. aphylla*.

En vieillissant, toutes ces tiges développent à leur périphérie, dans l'assise externe de la zone corticale, du suber qui exfolie lentement cette zone. Mais longtemps avant cette complète exfoliation, toutes les cellules du parenchyme cortical et libérien, les cellules non lignifiées du bois, les assises les plus externes de la moelle, sont devenues le siège d'une abondante sécrétion de plumbagin. Le même fait s'était produit, on vient de le voir, dans la racine. Lors donc qu'on fait une coupe transversale d'une tige âgée, on voit toutes les cellules pleines d'un liquide rouge brun, au milieu desquelles se détachent en jaune pâle et jaune d'or les parois épaissies du péricambium et du bois. Ici, comme dans la racine, cette

sécrétion se fait dans des cellules isolées ; c'est par suite de sa grande abondance que le liquide sécrété passe dans les méats intercellulaires et les remplit bientôt. C'est tout d'abord dans les cellules les plus externes de la moelle qu'on voit apparaître cette sécrétion, souvent dans une file de cellules à la pointe interne des faisceaux libéro-ligneux (fig. 6, pl. I). On constate en outre, fait important, que cette sécrétion se produit très exceptionnellement, en tout cas jamais d'une façon générale, dans les cellules de l'endoderme. Ces cellules, souvent grandes, apparaissent donc vides entre la zone corticale colorée par le plumbagin et la zone libérienne d'une coloration différente. Ce fait s'observe aussi bien dans le *Pl. aphylla* que dans les autres espèces, mais ici il acquiert une valeur plus considérable en ce qu'il sert à préciser nettement la situation de l'endoderme immédiatement sous l'épiderme, au dos de chaque saillie ou côte de la tige, et ne permet pas de douter de la nature des cellules à parois épaissies constituant la partie interne de cette côte. En effet, par analogie avec ce qui a lieu dans les autres espèces, on pourrait tout d'abord les considérer comme du collenchyme, bien que leur forme ne soit pas la forme caractéristique de ce tissu.

En résumé, la structure de la tige des *Plumbago* est donc simple, et si chaque espèce peut être différenciée des autres, c'est uniquement par la disposition des éléments de cette tige (1). Le caractère générique qu'il importe de retenir pour le comparer à celui des autres genres sera le suivant :

Présence du collenchyme et de la chlorophylle dans la zone corticale; anneau continu de fibres scléreuses dans la zone libérienne; faisceau ligneux constitué par des vaisseaux disposés en forme d'U.

Feuille. — Les feuilles sont, je l'ai déjà dit, alternes et

(1) Aucun des caractères ordinairement constatés dans les tiges volubiles ou grimpantes ne se trouve dans le *Pl. rosea* du troisième type, ni dans aucune autre espèce. C'est donc la confirmation absolue de ce que j'ai avancé plus haut.

disposées sur la tige en quinconce : $\frac{2}{5}$. Leur pétiole est élargi à la base en une gaine fortement embrassante, mais ne faisant jamais le tour complet de la tige; leur préfoliaison est involutée, leur nervation pennée. Parfois, comme dans le *Pl. europæa*, le pétiole est nul et la feuille s'élargit brusquement de chaque côté en expansion auriculée. Dans d'autres espèces, au contraire, les *Pl. scandens*, *rosea*, par exemple, il existe un pétiole assez long et étroit, s'élargissant en un limbe de forme ovale lancéolée ou rhomboïdale. Entre les deux extrêmes, on trouve de nombreuses formes intermédiaires.

Le pétiole reçoit de la tige trois faisceaux vasculaires primordiaux. Une coupe transversale d'une jeune tige ou de l'axe d'un bourgeon permet de comprendre la manière dont s'organise le pétiole. Sur cette coupe on a les quatre faisceaux primaires diamétralement opposés deux par deux et entre eux d'autres faisceaux secondaires, tertiaires, etc. L'un des faisceaux primaires se dédouble et son rameau, quittant presque aussitôt la tige, va former la nervure médiane de la feuille. Il est accompagné par des ramifications plus petites, provenant des deux faisceaux de la tige les plus rapprochés de lui. Les deux faisceaux primaires placés à 90 degrés du premier se dédoublent également et chacun des rameaux qu'ils fournissent devient une des nervures latérales de la feuille, plus faibles que la nervure médiane, toujours distinctes dans le pétiole et se dédoublant dans le limbe pour former les anastomoses des bords de la feuille. Ainsi donc, le faisceau vasculaire médian du pétiole est constitué par un apport de trois des faisceaux de la tige, tandis que les faisceaux latéraux sont des ramifications de deux faisceaux diamétralement opposés et situés dans la tige, chacun à une distance de 90 degrés du faisceau médian.

Ce dernier ne tarde pas, dans le pétiole, à se dédoubler, donnant naissance à un rameau qui longe la face supérieure de la feuille, tandis que le gros tronc reste plus rapproché de la face inférieure (fig. 36, pl. IV). Les deux faisceaux latéraux fournissent également une ramification qui reste dans le plan

du limbe et dont elle longe les bords. C'est là le cas le plus simple, celui d'un pétiole non ailé; comme le pétiole du *Pl. aphylla*. Mais dans les pétioles pourvus d'expansions foliacées sur leurs côtés, comme ceux du *Pl. europæa*, *scandens* (fig. 31, pl. IV), les faisceaux se ramifient davantage et on peut compter alors jusqu'à quinze ou seize faisceaux sur une section transversale faite vers le milieu de la longueur du pétiole.

Dans certains cas, une coupe transversale du pétiole offrira une grande analogie avec la section de la tige. C'est ainsi que dans le *Pl. scandens* (fig. 31, pl. IV) on voit en *a*, *b*, *c*, etc., des saillies situées en regard des faisceaux les plus importants et formées de collenchyme. Entre ces saillies, le parenchyme ordinaire contient de la chlorophylle sur une épaisseur de trois à quatre assises de cellules, tandis que tout le reste du pétiole en est dépourvu. Le plus généralement, le pétiole est dépourvu de tissu chlorophyllien, comme c'est le cas pour le *Pl. aphylla* (fig. 36, pl. IV); ou bien ce sont les expansions latérales qui en sont pourvues, le *Pl. europæa* nous en offre un exemple.

Les faisceaux libéro-ligneux du pétiole ou du limbe sont normalement constitués par du liber vers la face inférieure, et de trois à sept vaisseaux annelés et spiralés, au milieu d'un prosenchyme faiblement épaissi, vers la face supérieure. Le tout est entouré d'une zone de deux ou trois assises de cellules dont les parois, jamais épaissies, sont adjacentes vers la face inférieure, à quelques cellules endodermiques. Il n'y a donc pas dans les feuilles de *Plumbago* de fibres sclérifiées accolées aux faisceaux libéro-ligneux : fait important à retenir.

Quant à la disposition du parenchyme dans le limbe de la feuille, elle est parfaitement homogène et il n'est pas possible d'établir ici les distinctions classiques entre un parenchyme en palissade et un parenchyme lacuneux. Toutes les cellules, à quelque assise profonde ou superficielle qu'elles appartiennent, contiennent de la chlorophylle. La seule distinction qu'on puisse établir suivant les espèces, résulte de la forme

des cellules et du nombre des assises. Dans le *Pl. europæa*, elles sont petites, presque arrondies, disposées en strates assez régulières (fig. 33, pl. IV). Dans le *Pl. scandens*, elles sont allongées, et leur grand axe est perpendiculaire au plan de la feuille. On pourrait voir ici une tendance à la formation de parenchyme en palissade. Dans le *Pl. aphylla*, enfin, le nombre des assises est très réduit : on n'en compte que trois ou quatre, mais les cellules irrégulières sont plus grandes (fig. 35, pl. IV).

Cette dernière espèce offre des caractères spéciaux que je dois signaler. On trouve, le plus souvent accolées contre les faisceaux, souvent aussi isolées dans la masse du parenchyme, des lacunes parfaitement vides qui sont évidemment des réservoirs d'air.

L'épiderme dans toutes ces feuilles est, en général, épais : les cellules qui le constituent sont grandes, la couche de cuticule qui les revêt extérieurement, peu épaisse.

Les stomates sont indifféremment répandus sur les deux faces de la feuille. Leur forme est la plus simple : ovale, avec l'ouverture située dans le plus grand diamètre. Je décrirai plus loin leur mode de formation, variable suivant les espèces, et offrant, par cela même, un certain intérêt.

Enfin l'épiderme du pétiole et du limbe, faces supérieure et inférieure, est parsemé plus ou moins abondamment d'organes de Licopoli. Ces organes sont d'autant plus nombreux que l'espèce provient d'une région plus chaude et plus sèche.

§ 2. — Ceratostigma.

A côté du genre *Plumbago*, Boissier, puis Bentham et Hooker ont placé un genre appelé *Valoradia* par l'un, *Ceratostigma* par les autres, dont une espèce, *C. plumbaginoides* Bois., avait été rangée dans le genre *Plumbago* par Lindley, sous le nom de *Pl. Larpentæ*.

C'est une plante originaire de la Chine, rhizomateuse, peu

élevée, par conséquent d'une végétation différant un peu de celle des *Plumbago*. Mais à part cela, rien dans le port, la disposition ou la forme des feuilles, ne la distingue de ce genre. Quant à la structure anatomique de ses différents membres, on pourrait la rattacher au type du *Pl. europæa*.

Racine. — En effet, la racine est constituée, de la périphérie au centre, par les mêmes formations cellulaires. Une zone de cellules se subérisant avec l'âge et une couche d'environ six à sept assises de cellules constituent la zone corticale. Dans les racines âgées, l'endoderme n'est plus apparent et on ne trouve entre le cylindre central et la couche corticale d'autre ligne de démarcation que la densité différente des deux tissus. Le liber formant tout d'abord des faisceaux alternes avec les faisceaux ligneux, se réduit bientôt à de petits amas de tubes grillagés autour d'une zone continue de cambium. Le massif ligneux est formé d'un parenchyme à cellules peu épaissies et de vaisseaux assez larges disposés dans le prosenchyme à peu près en files radiales (fig. 2, pl. I).

Tige. — La structure de la tige (fig. 11, pl. II) est très semblable à celle du *Pl. micrantha* ou du *Pl. europæa* (voy. fig. 5 et 6, pl. I), aussi ne la décrirai-je pas, un coup d'œil jeté sur la figure suffira à faire saisir la disposition de ses parties.

Rhizome. — Quant au rhizome (fig. 12, pl. II), je pourrais dire que sa structure n'est autre que celle de la tige, moins l'épiderme exfolié par une zone de suber; moins les deux ou trois rangées de fibres sclérifiées de la zone libérienne. En automne toutes les cellules de ce rhizome, celles de l'écorce, du bois, de la moelle, contiennent de l'amidon en abondance.

Feuille. — Le pétiole est également analogue à un pétiole de *Plumbago;* il est dépourvu de chlorophylle dans sa partie étroite, entre la gaine et le limbe, et il renferme six faisceaux

libéro-ligneux, tous normalement orientés, dont un plus gros que les autres au centre.

Le limbe est revêtu d'un épiderme pourvu, sur les deux faces, de stomates de forme semblable à celle des *Plumbago* (fig. 41, pl. IV), et d'organes de Licopoli. Mais ici on constate une disposition du parenchyme qui n'existe pas chez les *Plumbago*. Les deux assises de cellules sous-épidermiques de la face supérieure sont formées de cellules allongées perpendiculairement au plan du limbe, placées les unes contre les autres et offrant ainsi l'aspect d'un parenchyme en palissade (fig. 41, pl. IV). Tout le reste du parenchyme, vers la face inférieure, est constitué par des cellules larges et plus ou moins régulières contenant de la chlorophylle, mais en moins grande quantité que les cellules en palissades. De plus, on rencontre dans ces cellules de petits cristaux très réfringents d'oxalate de chaux. Enfin le limbe est entièrement bordé par un faisceau de fibres à parois assez épaisses, jaune clair et situées immédiatement sous l'épiderme.

La seconde des deux espèces que comprend ce genre, *C. abyssinica*, ne diffère de la précédente que par la présence, dans la zone corticale, de paquets de cellules scléreuses faisant saillir l'épiderme en dehors sous forme d'une petite aspérité. Enfin, comme elle est plus ligneuse que la précédente, on constate une sclérification plus prononcée des cellules de la zone libérienne, ce qui rapproche tout à fait son type de celui des *Plumbago* ligneux.

C'est donc, je crois devoir le faire remarquer de suite, dans la feuille que l'on trouve la seule différence anatomique notable qui existe entre le genre *Ceratostigma* et le genre *Plumbago*.

§ 3. — Vogelia.

Le genre *Vogelia*, dont on compte actuellement quatre espèces, diffère aussi peu que possible des *Plumbago* par sa structure anatomique.

C'est surtout au type du *Pl. aphylla* qu'il paraît se rattacher. Comme ce dernier, les *Vogelia* sont des plantes suffrutescentes presque aphylles, à feuilles petites, très espacées et de forme variable. Mais on n'observe dans aucune espèce des tiges aussi nettement cannelées que celles des *Plumbago*.

On retrouve dans la tige des *V. indica* et *V. africana* tous les caractères que je viens d'indiquer pour les *Plumbago* et les *Ceratostigma :* disposition alterne du tissu à chlorophylle et du collenchyme dans la zone corticale ; péricambium à cellules sclérifiées formant une zone continue et épaissie en regard des principaux faisceaux ligneux en forme d'U dont le prosenchyme est à cellules assez épaissies. Le seul caractère spécial à ces espèces consiste dans la présence, dans les cellules de la moelle, de cristaux analogues à ceux que j'ai signalés dans la moelle du *Pl. aphylla*, et d'amas sphériques de ces cristaux ou macles semblables à des cystolithes. Ces deux sortes de formations cristallines se présentent dans la moelle du même individu, mais non dans la même cellule : une cellule ne contient jamais qu'un seul cristal ou une seule macle.

Enfin comme dans les *Ceratostigma*, on trouve, dans la zone corticale, des cellules scléreuses isolées ou réunies en paquets et pouvant faire également saillir l'épiderme en dehors (fig. 13, pl. II).

La structure de la feuille est identique à celle du *Pl. aphylla :* parenchyme homogène et chlorophyllien, limité à la face supérieure et inférieure par un épiderme à cellules grandes et à cuticule peu épaisse.

Tout le parenchyme cortical et les assises les plus externes de la moelle dans la tige, le parenchyme des feuilles et même leur épiderme (*V. arabica*) se remplissent de plumbagin en vieillissant.

Donc rien ici, dans la structure, comme pour les *Ceratostigma*, qui puisse servir à différencier nettement les *Vogelia* des *Plumbago*.

§ 4. — Statice.

Les *Statice* sont des plantes herbacées vivaces, acaules ou à souche traçante. Elles ont une racine pivotante très longue, peu ramifiée et supportant au-dessus du collet une rosette de feuilles engainantes. Souvent la tige primitive, très courte, se ramifie par dichotomie et il peut se produire de la sorte un certain nombre de rameaux terminés tous par une rosette de feuilles et tenant tous à la même racine. Les feuilles entourent complètement la tige et, en vieillissant, elles se détachent soit en laissant sur la tige une cicatrice nette, soit au contraire en abandonnant la gaine et la base du pétiole. Toutes ces feuilles plus ou moins longuement pétiolées sont trinerviées à la base et insérées dans l'ordre $\frac{2}{5}$. De l'aisselle d'une des plus jeunes feuilles s'élève une hampe florale ou scape qui, après la maturation des graines, se flétrit et tombe. La végétation de ces plantes peut donc être indéfinie (1).

Racine. — Les longues racines des *Statice* n'offrent rien de remarquable à l'extérieur; elles sont pivotantes avec peu de rameaux ou radicelles. Leur surface est assez lisse, brune; les rugosités proviennent de l'exfoliation par subérisation des couches les plus externes.

J'ai étudié la structure primaire sur plusieurs espèces : *St. Dodartii, Limonium, Gmelini, sinuata, tatarica;* partout je l'ai trouvée identique. L'assise de cellules les plus externes est une couche pilifère qui ne tarde pas à disparaître. Au-dessous on trouve une zone de huit à neuf assises de cellules,

(1) Je n'ai pu, on le comprendra facilement, étudier la structure de cent trente à cent quarante espèces que comprend ce genre; je me suis borné à le faire pour les espèces caractéristiques, et je dois dire de suite que je suis loin de regarder comme définitifs les résultats exposés ici. En effet, certaines modifications observées dans les espèces dont je parle tendent à prouver que les autres, dont je ne parle pas, peuvent en présenter d'aussi importantes. Néanmoins, quelques particularités que l'on fasse désormais connaître, mon travail aura, je l'espère, établi dans ses traits généraux l'organisation de ces plantes.

c'est la zone corticale limitée en dedans par un endoderme net à cellules renfermant quelques grains d'amidon et d'une dimension égale à celles du parenchyme cortical. En dedans de cet endoderme, le cylindre central est constitué par une masse de méristème dans laquelle s'organisent des vaisseaux spiralés en quatre points opposés en croix et alternes avec quatre faisceaux de tubes grillagés. Ces faisceaux sont séparés de l'endoderme par des assises de cellules en nombre variable constituant le péricambium. Au centre des quatre faisceaux ligneux, les cellules épaississent leurs parois de telle sorte qu'on ne trouve pas à proprement parler de moelle dans quelques-unes de ces racines. A cette première organisation identique pour les espèces que j'ai étudiées, succèdent des formations secondaires différentes suivant les espèces.

St. Limonium. — Dans cette espèce, entre les quatre faisceaux primaires d'autres faisceaux libéro-ligneux secondaires s'organisent rapidement, laissant entre eux de larges rayons médullaires, et au centre une moelle plus ou moins large disparaissant incomplètement dans les racines âgées. Les différents arcs de cambium s'unissent en une zone génératrice continue, qui donne en dehors du liber, en dedans du bois. En dehors de l'endoderme, dans les assises internes de la zone corticale, il se produit une division tangentielle des cellules qui développe en dedans, par accroissement centrifuge, des cellules corticales, en dehors, par accroissement centripète, une couche subéreuse dont les assises les plus externes s'exfolient rapidement. Enfin par suite de l'accroissement général, l'endoderme se trouve disloqué et bientôt il disparaît ou n'est plus reconnaissable. La racine adulte est donc constituée de la manière suivante : à l'extérieur, une zone de cellules sclé-reuses dont les plus externes s'exfolient ; en dedans de cette zone une autre plus ou moins large de cellules provenant du même méristème qui a formé le liège. Ces cellules ont leurs parois très légèrement épaissies, collenchymateuses. Cette zone se continue en dedans par les cellules les plus internes

de la couche corticale qui se sont dissociées en même temps que l'endoderme. Il en résulte de nombreuses et souvent larges lacunes au milieu desquelles sont les faisceaux libériens. Chaque faisceau en forme de cône a son sommet dirigé à l'extérieur, et sa base formée par l'arc de cambium qui le sépare du bois. Au sommet de ce cône, se trouve un paquet de grosses cellules scléreuses ou fibres courtes et très fortement épaissies. Dans le faisceau libérien les tubes grillagés sont disposés en files radiales correspondant à des files de vaisseaux dans le bois. Le bois est formé d'un prosenchyme non épaissi, sauf autour des vaisseaux peu nombreux disposés par files et séparés par des rayons médullaires. Les fibres ligneuses qui se rencontrent en ces points sont faiblement épaissies.

Le caractère de la structure de cette espèce est donc une prédominance du parenchyme, une absence presque complète d'appareil de soutien, conséquence de sa vie dans les vases maritimes très humides ou submergées. D'autres espèces vivant dans des conditions à peu près analogues présentent une semblable structure, par exemple *St. speciosa*, dont la zone corticale interne centrifuge, formée en même temps que le suber, comprend un grand nombre d'assises (8 à 10) de cellules à parois épaissies. La zone libérienne est entièrement parenchymateuse, ainsi que le massif ligneux central, sans moelle.

Dans les autres espèces, on observe un appareil de soutien plus complet. Du reste, la structure primaire est celle que je viens de décrire, les modifications ultérieures seules peuvent différer.

St. Dodartii. — En dehors, sur la coupe transversale, zone subéreuse s'exfoliant, en dedans de laquelle se trouve une zone de cellules de même formation, mais non subérifiées. Absence complète de tout endoderme. Zone libérienne constituée en dehors par des paquets de fibres au milieu du parenchyme, se réunissant en une couche presque continue autour du cam-

bium et contre laquelle sont situés en dedans les tubes cribleux étroits. Le bois, formé d'éléments ligneux épaissis, au milieu desquels se trouvent les vaisseaux en files radiales, est disposé par couches concentriques ; pas de moelle, rayons médullaires peu nombreux et très étroits.

A ce type peuvent se rattacher un grand nombre d'espèces avec de légères modifications dans la disposition des parties. Telles sont, par exemple :

St. occidentalis, qui n'en diffère que par la présence d'une moelle plus ou moins abondante ;

St. pectinata, dont toutes les cellules de l'écorce et de la zone libérienne se remplissent de plumbagin ;

St. suffruticosa, dont la zone libérienne est formée de couches concentriques de fibres scléreuses correspondant à des formations du cambium, interrompues par une ou deux assises de parenchyme ;

St. lychnidifolia, dont les fibres de la zone libérienne, au lieu de former une couche continue autour du cambium, sont réunies par paquets nombreux mais isolés (fig. 4, pl. I) ;

St. Kaufmaniana, qui, avec la même disposition des parties, présente un mode d'épaississement des fibres tout spécial et qui doit être signalé. En plusieurs points de la paroi il se fait un épaississement singulier qui envoie des prolongements dans diverses directions contre la paroi et à travers la cellule même, de manière à figurer un réseau à mailles irrégulières. Ces mailles diminuent de largeur au fur et à mesure de l'épaississement, qui envahit ainsi toute la paroi et ne laisse plus que de petits canaux de la paroi au vide central. Je n'ai observé cette disposition que dans la racine de cette espèce si remarquable par ses caractères mixtes entre les *Statice* et les *Acantholimon* (fig. 20 et 21, pl. III).

Dans la racine de *St. arborescens*, dont les zones corticale, libérienne et ligneuse rentrent dans le type décrit, on trouve au milieu de la moelle assez large des paquets de cellules à parois légèrement épaissies. Dans la racine âgée, tout le parenchyme contient du plumbagin, de telle sorte que sur la

coupe transversale on voit les paquets de fibres jaune clair du liber ou de la moelle entourés de parenchyme coloré en brun.

Dans *Statice sinuata*, et les espèces voisines du même groupe, *St. Bonduellii*, *Thouini*, on observe dans le massif ligneux sans moelle et à éléments larges et peu épaissis, des vaisseaux d'un diamètre relativement considérable. Dans la zone libérienne, on trouve des paquets de fibres à parois peu épaisses, autour desquelles les cellules parenchymateuses se remplissent de plumbagin en vieillissant (fig. 14, pl. II).

Tige. — Une coupe transversale faite sur une jeune tige, entre le collet et le point d'insertion des feuilles cotylédonaires, présente les parties suivantes :

1° Épiderme formé de cellules sans cuticule;

2° Zone corticale composée de dix assises de cellules grandes et arrondies, d'une largeur égale à 3/4 du rayon de la circonférence totale de la tige;

3° Endoderme très net avec grains d'amidon;

4° Cylindre central formé d'une masse de méristème dans laquelle toutes les cellules sont en voie de division. Dans ce méristème on trouve quatre faisceaux libéro-ligneux en croix. Entre les faisceaux libériens et l'endoderme, il existe deux assises de cellules constituant le péricambium.

Dans une tige un peu plus âgée, on constate quatre faisceaux libéro-ligneux en plus entre les quatre premiers. Dans une telle tige, ainsi que je l'ai observé pour les *St. Thouini* et *Limonium*, à peu de distance au-dessus du collet, les quatre faisceaux primaires émettent chacun un rameau. Chaque rameau pénètre dans la zone corticale pourvu d'un endoderme complet. Un peu au-dessous du point où sont insérées les feuilles cotylédonaires, on voit deux de ces faisceaux opposés se diviser en deux rameaux, l'un porté vers la droite, l'autre vers la gauche. En même temps, il se produit dans l'assise sous-jacente à l'endoderme une division tangentielle des cellules formant du tissu subéreux qui sépare complètement du cylindre central, d'abord une moitié de la zone corticale avec

un faisceau en son centre et deux moitiés de faisceaux vers ses extrémités, emportant chacun une portion de l'endoderme; c'est la première feuille cotylédonaire, puis une seconde un peu plus haut de la même manière, avec également trois faisceaux vasculaires.

Il en résulte que, au-dessus des feuilles cotylédonaires, la jeune tige est réduite au cylindre central complètement dépourvu de sa zone corticale et de son endoderme en deux points. Bientôt après, par suite d'un développement identique pour toutes les autres feuilles, dont les insertions sont extrêmement rapprochées les unes des autres, l'endoderme est disloqué, réduit à quelques cellules isolées et même disparaît, emporté par chacun des faisceaux foliaires. La tige alors est constituée seulement par son cylindre central, à la périphérie duquel il se forme, par division tangentielle, en dehors du liège par accroissement centripète; en dedans une zone à cellules épaissies, par accroissement centrifuge. Dès lors la tige est adulte et on y trouve, suivant les espèces, les formations suivantes.

A. *Statice Limonium*. — A la périphérie, zone de suber d'environ dix ou douze assises de cellules, dont les plus externes seulement se dessèchent et s'exfolient. Zone libérienne d'une épaisseur égale à 1/4 environ du rayon de la circonférence de la tige, composée d'un parenchyme dont les cellules petites et arrondies laissent entre elles des méats. Dans ce parenchyme, il se forme un grand nombre de cellules scléreuses plus ou moins allongées, grosses et réunies par paquets. Ces cellules, très fortement sclérifiées, présentent une cavité se ramifiant jusqu'à la paroi externe en fins canalicules. Vers la zone ligneuse, on observe les faisceaux de tubes grillagés en face des faisceaux ligneux. Le cambium est continu. La zone ligneuse, étroite, présente un grand nombre de faisceaux formés de vaisseaux en files radiales au milieu d'un massif de fibres ligneuses. Ces faisceaux sont séparés par des intervalles plus ou moins larges de parenchyme secondaire. Au centre,

moelle volumineuse dont les cellules laissent entre elles des méats. Dans cette moelle, on observe un assez grand nombre de petits paquets de fibres scléreuses identiques à celles de la zone libérienne.

Mais le fait le plus intéressant de la structure de cette tige est la présence dans la moelle de faisceaux libéro-ligneux isolés. Sur une coupe transversale (fig. 15, pl. II), ces faisceaux paraissent disséminés sans ordre; une série de coupes longitudinales permet de se rendre aisément compte de leur marche et de leur nature. Quelque peu au-dessus du collet, dans une tige d'un an, les faisceaux primaires montent verticalement, tandis que les faisceaux secondaires s'infléchissent en dehors, vers la périphérie, de façon à augmenter considérablement le diamètre de la tige. Les faisceaux primaires se trouvent ainsi détachés au milieu de la moelle et sensiblement rangés en cercle. Ils s'incurvent bientôt en dehors, traversent la zone ligneuse et pénètrent presque horizontalement dans la feuille. Au-dessous du point où ils traversent la zone externe, d'autres faisceaux s'étaient détachés et incurvés dans la moelle avant de se rendre aux feuilles qu'ils doivent vasculariser. Il en est de même pour les vaisseaux se rendant aux feuilles supérieures et ainsi de suite. Il résulte de l'enchevêtrement de tous ces faisceaux, de leurs anastomoses, une disposition compliquée, qui se traduit par un désordre apparent sur une coupe transversale. Ainsi donc, les faisceaux centraux de la tige du *Statice Limonium* sont des faisceaux foliaires qui montent l'espace de plusieurs entre-nœuds dans la moelle et pénètrent dans les feuilles presque horizontalement à travers l'écorce.

Chacun de ces faisceaux est constitué par du liber au centre, entouré par un arc ou un cercle complet de prosenchyme ligneux (fibres lignifiées) de deux à trois cellules d'épaisseur, et de quelques vaisseaux réticulés dans ce parenchyme. En dehors de ce cercle, on trouve ordinairement, accolées au faisceau, quelques fibres scléreuses.

Je n'ai constaté, dans aucune autre espèce, cette remarquable disposition des faisceaux foliaires; ailleurs on en ren-

contre dans l'écorce, ici seulement ils occupent une situation particulière signalée jusqu'ici dans un petit nombre de Dicotylédones (1).

B. *St. Dodartii.* — En dehors, zone de suber, dont la plus grande partie se dessèche et s'exfolie. Zone libérienne parenchymateuse vers l'extérieur et contenant un grand nombre de paquets de fibres fortement sclérifiées. En face de chaque faisceau ligneux se trouve un paquet de fibres, d'aspect triangulaire, la pointe en dehors, et formé par couches concentriques. En dedans de ce paquet de fibres sont les tubes grillagés, puis le cambium non continu, interrompu par des rayons médullaires. Zone ligneuse formée de faisceaux séparés. Au milieu du prosenchyme assez fortement lignifié, on trouve de petits vaisseaux en files radiales. Le bois est formé par couches concentriques répondant à des périodes végétatives distinctes. Au centre, moelle dans laquelle s'observent des paquets assez volumineux de fibres scléreuses.

A ce type peuvent se rattacher presque toutes les autres tiges de *Statice*.

St. lychnidifolia. — N'en diffère que par une plus complète séparation des faisceaux par les rayons médullaires et une moins grande abondance de bois.

St. suffruticosa. — Massif ligneux central, volumineux, formé de couches concentriques à éléments très lignifiés. Vaisseaux larges. Dans la moelle ordinairement un seul paquet de fibres. Dans la zone libérienne les fibres sont disposées par

(1) Cette disposition des faisceaux foliaires est analogue à ce que l'on a déjà observé dans *Phytolacca dioica*, dans un certain nombre de Pipéracées, Primulacées, etc. (voy. Van Tieghem, *Traité de Botanique*, p. 747). Sanio a également signalé une disposition analogue du bois entourant le liber dans les faisceaux médullaires du *Campanula latifolia*. Il en est de même dans le Ricin. On peut tout de suite remarquer combien cette marche des faisceaux foliaires est identique à ce que l'on observe dans un grand nombre de Monocotylédones.

couches concentriques séparées par une ou plusieurs assises de parenchyme mou.

St. leptophylla. — Mêmes dispositions. La zone subéreuse présente des couches de liège dur et de liège mou alternant, de telle sorte que sur une coupe de tige âgée ces couches se distinguent par leur coloration alternativement claire et foncée.

St. pectinata. — Les vaisseaux ligneux sont étroits dans un prosenchyme très compact. Les fibres sont réunies par paquets autour d'une ou deux couches sclérifiées dans la zone libérienne. Paquets de fibres dans la moelle.

St. caspia. — Mêmes dispositions. Les fibres scléreuses forment des paquets disséminés dans la zone libérienne, jusqu'auprès du cambium, et dans la moelle. Bois très compact; vaisseaux petits, disposés en files.

C. *St. sinuata.* — Les faisceaux libériens en forme de cône sont opposés par leur base aux faisceaux ligneux, leur sommet dirigé en dehors est occupé par un paquet de fibres scléreuses peu épaissies. En dehors des faisceaux libériens on trouve d'autres paquets de fibres, mais en petit nombre. Faisceaux ligneux larges, à éléments peu lignifiés, sauf autour des vaisseaux petits. Zone ligneuse large, formée de couches concentriques, rayons médullaires nombreux, paquets de fibres dans la moelle.

A ce type se rattachent des espèces voisines : *St. Bonduellii*, *Thouini* et *arborescens*, qui présentent un appareil de soutien un peu plus complet, sans que cependant les fibres soient plus épaissies, mais elles forment une zone presque continue autour du cambium et de gros paquets dans la moelle.

Dans toutes les tiges âgées, on observe, comme chez les *Plumbago*, la présence du plumbagin dans toute les cellules à parois non épaissies du liège externe, de la zone libérienne

et des assises les plus externes de la moelle. Cette sécrétion donne aux tissus où elle se produit une couleur brune sur laquelle se détachent en jaune foncé les fibres sclérifiées, et en jaune pâle les fibres ligneuses.

D. Oliver avait signalé comme le point le plus intéressant de l'histologie de *St. arborea* (*St. fruticans* Webb.) et même de l'*Ac. diapensioides*, l'existence de très petits vides entre les cellules épaissies du prosenchyme ligneux. Je dois dire qu'il m'a été impossible d'observer à nouveau ces méats intercellulaires (*intercellular cavities*). La dislocation des éléments épaissis dans des échantillons secs doit être la cause de ces vides décrits par le botaniste anglais.

En résumé, la tige adulte des *Statice* présente une structure assez complexe, et les caractères génériques qui ressortent des faits que je viens d'exposer, peuvent être les suivants :

Absence d'épiderme et de zone corticale, par suite de la décortication opérée par le développement des feuilles; suber abondant remplaçant cette zone; fibres scléreuses dispersées dans la zone libérienne ou formant des couches interrompues autour du cambium; faisceaux ligneux formés de prosenchyme toujours lignifié autour des vaisseaux en files radiales; présence de fibres scléreuses et même d'éléments vasculaires dans la moelle.

Feuille. — Sauf dans quelques espèces (*St. pectinata*, *perfoliata* et celles du groupe des *St. suffruticosa*, *axillaris*, etc.), où l'on trouve des feuilles caulinaires, les feuilles sont toujours radicales, très embrassantes, à pétiole large, ou même subsessiles. Elles sont en général trinerviées; la nervure médiane émet très obliquement à droite et à gauche des nervures secondaires, les nervures latérales longent les bords. Enfin presque toutes sont marginées et pourvues, à leur extrémité, d'un mucron plus ou moins long.

J'ai indiqué, en étudiant la structure primaire de la tige, la manière dont les faisceaux vasculaires quittaient la tige pour former le pétiole. C'est un mode très analogue à ce que

j'ai également indiqué pour les *Plumbago* (p. 20), je n'y reviendrai donc pas.

Une fois dans le pétiole, les trois faisceaux libéro-ligneux peuvent rester simples (*St. sinuata*, *cylindrifolia*, fig. 34, pl. IV), ou se dédoubler. Ce dédoublement peut être régulier, donnant tangentiellement des faisceaux superposés dans l'épaisseur du pétiole (*St. Limonium*), ou bien, latéralement, des faisceaux rangés contre la face inférieure (*St. Dodartii*, *lychnidifolia*). Il peut être aussi irrégulier et fournir un grand nombre de faisceaux disséminés dans toute l'épaisseur du pétiole (*St. elata*, fig. 32, pl. IV).

La structure des faisceaux du pétiole ou du limbe est normale. Les faisceaux jeunes présentent un endoderme complet, sauf dans les pétioles de *St. sinuata*, où ils se présentent très rapprochés les uns des autres, et ont un endoderme commun apparent du côté du liber seulement. Le faisceau libérien ne présente qu'un petit nombre de tubes grillagés et, en face de lui, le faisceau ligneux comprend de sept à huit vaisseaux au milieu d'éléments ligneux très faiblement épaissis. Mais le fait le plus important est la présence d'un arc de fibres sclé-reuses entre les tubes grillagés et l'endoderme (*St. lychnidi-folia*, *St. elata*, fig. 42, pl. IV), ou même d'un anneau de fibres entourant complètement le faisceau (*St. cylindrifolia*, fig. 29, pl. IV; *St. Limonium*, *St. imbricata*, *puberula*, etc.).

Le parenchyme du limbe est presque partout homogène. Dans quelques espèces (*St. elata*, fig. 42, pl. IV, *lychnidi-folia*, *callicoma*), il a bien une tendance à se différencier en parenchyme en palissade et parenchyme ordinaire, mais, dans la plupart des cas, il est impossible d'établir une telle distinction (*St. Limonium*, *Dodartii*, *sinuata*). Toutes les cellules contiennent de la chlorophylle. Dans un certain nombre d'espèces, au milieu de ce parenchyme, on observe des cellules sclérifiées, isolées (pétiole de *St. Limonium*) ou réunies par paquets (*St. Dodartii*, *imbricata*, *puberula*). Ces fibres sont quelquefois accolées contre les faisceaux vasculaires.

Dans les feuilles absolument cylindriques de *St. cylindri-*

folia (fig. 20 et 30, pl. IV), on trouve une disposition spéciale qui mérite de fixer l'attention. Au centre d'une section transversale, les trois faisceaux vasculaires disposés en ligne un peu courbe, indiquent seuls la symétrie bilatérale de l'organe. Tout autour de ces faisceaux s'étend un parenchyme homogène limité vers l'extérieur par une zone épaisse de cellules à chlorophylle. Dans cette zone, on observe un grand nombre de fibres scléreuses, longues, isolées et s'incurvant vers l'épiderme dans leur partie supérieure. Arrivées contre l'épiderme, elles le longent en se dirigeant vers l'extrémité de la feuille (1). Les cellules épidermiques sont grandes, revêtues, en dehors, d'une cuticule épaisse. Les stomates et les organes de Licopoli, très nombreux, paraissent comme enfouis au fond d'un petit puits creusé dans l'épaisseur de cet épiderme.

Dans toutes les feuilles, l'épiderme à grandes cellules sinueuses ou polygonales est pourvu d'une cuticule en général fort épaisse (par exemple, *St. imbricata*, *callicoma*, *Limonium*, *Dodartii*). La surface de cette cuticule est tantôt lisse, tantôt striée (fig. 37, pl. IV, et fig. 46, pl. V).

La marge qui borde en général les feuilles des *Statice* est due à une extension de l'épiderme au delà du mésophylle. Tantôt ce sont simplement les deux assises épidermiques (face supérieure et face inférieure) appliquées l'une contre l'autre ; tantôt une assise de cellules sans chlorophylle se trouve interposée entre ces deux feuillets ; tantôt enfin l'épiderme recouvre un faisceau fibreux bordant la feuille, comme dans les *Ceratostigma*.

Partout l'épiderme est parsemé de stomates, poils, organes de Licopoli en nombre considérable. Leur étude fait plus loin l'objet d'un paragraphe spécial.

Scape. — Les inflorescences sont portées par le même

(1) M. J. Vesque a figuré des fibres analogues dans le parenchyme foliaire de *Neronhia emarginata* Poir. (*Olea emarginata* L.) (voy. la figure dans *Ann. sc. nat.*, 7e série, t. I, 1885, pl. XIII).

rameau, né à l'aisselle d'une feuille, susceptible de se ramifier à l'infini et seul pour chaque pied. Ces scapes peuvent être cylindriques ou pourvus de trois expansions latérales plus ou moins larges.

Sur une coupe transversale d'un scape cylindrique, tel que celui de *St. lychnidifolia*, par exemple, on observe, en dehors, un épiderme à cellules grandes et à cuticule épaisse auquel fait suite, en dedans, une zone de six à sept assises de cellules à chlorophylle. Vient ensuite un endoderme à cellules larges et vides contre lequel, en dedans, s'applique une large zone de sclérenchyme à fibres très épaissies vers l'extérieur, moins épaissies vers l'intérieur, où se trouvent des faisceaux vasculaires formant deux anneaux concentriques. Les faisceaux du cercle externe, entièrement compris dans le sclérenchyme, sont plus petits que ceux du cercle interne, lesquels font saillie dans la moelle. Tous sont composés de quelques tubes grillagés au milieu de parenchyme, en dehors, d'un bois à éléments peu lignifiés et entourant quatre à cinq vaisseaux, en dedans. La moelle se détruit vers la fin de la période florale.

Ce cas est le plus simple. On peut, en effet, avec la même structure, observer des faisceaux vasculaires en dehors de la zone scléreuse dans la couche corticale; ces faisceaux sont alors pourvus, en dehors du liber, d'un arc de fibres scléreuses (*St. globulariæfolia*). Dans *St. Dodartii*, on n'observe que deux cercles concentriques de faisceaux; les plus petits sont situés sur le bord externe de la zone scléreuse, les plus gros sur le bord interne (fig. 26, pl. III).

Le *St. Limonium* nous offre le cas le plus compliqué. On y observe, en effet, sur une section transversale, trois à quatre anneaux concentriques de faisceaux vasculaires, sans compter un certain nombre de petits faisceaux dans la zone corticale.

Les faisceaux du cercle le plus externe sont les plus petits et munis, en dehors de leur liber, d'un arc très convexe de fibres scléreuses faisant saillie dans la zone corticale. Ceux du cercle situés immédiatement en dedans du premier sont plus gros, également munis d'un arc sclérifié et font aussi saillie

dans l'écorce. De même pour ceux du troisième cercle, et ainsi de suite. Ceux du cercle le plus interne font saillie dans la moelle. Il en résulte une zone scléreuse festonnée en dehors et dans laquelle sont situés les faisceaux (fig. 25).

Dans le scape ailé de *St. tatarica*, on trouve les mêmes formations. Ici, on observe un seul cercle de faisceaux libéro-ligneux en dedans de la zone scléreuse. Les expansions aliformes, au nombre de trois, sont uniquement constituées par du parenchyme cortical à chlorophylle, revêtu par l'épiderme. On trouve dans ces expansions des faisceaux vasculaires quittant l'axe très obliquement vers le haut et longeant le bord externe de l'expansion.

Le scape de *St. sinuata* (fig. 24) présente des particularités fort intéressantes. Comme ailleurs, il existe sous l'épiderme une couche parenchymateuse à chlorophylle, puis un endoderme et une zone de seize à vingt assises de fibres sclérifiées. Sur le bord externe de cette zone, se trouvent de petits faisceaux libéro-ligneux; sur le bord interne, on en trouve de plus gros ainsi constitués : un faisceau libérien au centre duquel il existe presque toujours un paquet de fibres à parois peu épaisses; un arc très étroit de cambium sépare ce liber du faisceau ligneux composé de quinze à vingt vaisseaux, dont sept à huit plus larges que les autres et sensiblement disposés en forme d'U ou de V. Autour de ces vaisseaux, le prosenchyme ligneux reste mou. Les faisceaux, très pointus, ont leur pointe interne entourée d'un parenchyme différencié de la moelle, à cellules plus petites et en voie de division.

Les expansions très larges des scapes de *St. sinuata* sont constituées par du parenchyme cortical, et parcourues par des faisceaux vasculaires. Le faisceau qui longe le bord externe de ces expansions est complètement enveloppé dans une gaine scléreuse, et de plus, il a son bois tourné en dehors, son liber en dedans suivant la même ligne parallèle au plan de l'expansion. C'est encore ici un fait important qui nous indique la valeur morphologique de cet organe; il est une dépendance propre du scape.

Il est fort probable que les autres espèces, voisines de *St. sinuata* et du même groupe *Pteroclados*, présentant comme elle un scape largement ailé, offrent la même structure anatomique. Il ne m'a pas été possible de m'en assurer sur des échantillons frais.

On voit donc, en résumé, que la structure du scape, soit cylindrique, soit ailé, peut être ramenée à un seul type pour la disposition des parties. Cette structure est en outre analogue à celle d'une tige et se rapproche par ses faisceaux isolés et disposés en cercles concentriques, sa zone scléreuse, de certaines Monocotylédones.

§ 5. — Æglalitis.

Des deux espèces que comprend ce genre, je n'ai pu en voir qu'une seule, *Æ. annulata* R. Br., dont il existe de nombreux échantillons dans l'Herbier du Muséum. C'est une plante à tige penchée, à feuilles très embrassantes, caduques, laissant une cicatrice annulaire sur la tige semi-ligneuse. Je n'ai malheureusement pas pu, malgré mon désir, étudier la structure de l'*Æ. annulata* sur le vivant. Cette espèce n'a jamais été cultivée ni au Muséum, ni, je crois, dans aucun autre jardin d'Europe. J'ai donc eu recours aux échantillons secs et les faits intéressants que j'ai pu observer ont vivement augmenté mon regret de ne pouvoir acquérir de certitude au sujet de certains d'entre eux.

Une coupe transversale de la tige offre les formations suivantes : un épiderme à paroi externe peu épaisse, à cellules petites. Immédiatement sous cet épiderme une couche de cellules subéreuses, avec ce fait important que l'on trouve des cellules scléreuses allongées isolées dans ce suber et formant en dedans de lui une véritable zone d'une à deux assises d'épaisseur (fig. 16, pl. II). Vient ensuite une large zone de parenchyme lacuneux constituant la zone corticale. Les cellules de ce parenchyme sont plates, étroites, en coupe transversale; larges en coupe longitudinale, et placées les unes au-

dessus des autres comme les briques d'une cloison. Elles forment en effet des cloisons limitant des lacunes allongées dans le sens longitudinal, grandes, communiquant entre elles par des ouvertures de la dimension d'une des cellules. Je n'ai pu observer la présence d'un endoderme soit par suite de la dislocation des tissus en ce point, soit par la disparition des caractères distinctifs, comme je l'ai déjà indiqué pour d'autres Plombaginacées. A ce parenchyme lacuneux fait suite une zone de deux à trois assises d'épaisseur de fibres fortement sclérifiées, en dedans de laquelle se trouvent les faisceaux vasculaires. Ces faisceaux sont composés de quelques tubes grillagés contre la zone scléreuse pour le liber, d'un arc cambial, de huit à dix vaisseaux, dont un certain nombre très larges, au milieu d'un prosenchyme non lignifié pour le bois. Ces faisceaux libéro-ligneux sont bordés en dedans par une zone de fibres à parois épaissies et qui, par leur canaliculisation parfaitement horizontale, paraissent de formation ligneuse. En dedans, la moelle. On trouve dans la zone corticale des faisceaux isolés, pourvus d'un arc scléreux externe.

Dans le parenchyme lacuneux cortical et dans la moelle, on trouve un nombre considérable de fibres scléreuses ramifiées. Elles se développent dans les méats intercellulaires et de là envoient leurs rameaux soit dans les méats ou lacunes, soit même dans l'intérieur des cellules de la moelle qu'elles perforent. Ces cellules sont de dimensions assez considérables en longueur et grosseur et n'offrent intérieurement qu'un vide très restreint sans aucune canaliculisation (fig. 23, pl. III) (1).

Enfin les cellules du suber, du parenchyme cortical et les plus externes de la moelle se remplissent de plumbagin.

Feuille. — Le pétiole présente une section analogue à celle de certains *Plumbago*. Il est entièrement parenchymateux, enveloppé d'un épiderme à cuticule peu épaisse comparée à celle des autres Plombaginacées. Les faisceaux vascu-

(1) On peut rapprocher ces fibres de celles que M. de Bary signale dans *Camellia Japonica* (voy. la figure dans *Vergl. Anat.*, etc., p. 138).

laires y sont disposés normalement au nombre de plus de dix, et chacun d'eux est pourvu soit d'un simple arc scléreux en dehors du liber, soit d'un anneau complet de fibres sclé-reuses. Enfin, dans la masse du parenchyme, on trouve des cellules rameuses identiques à celles de la tige.

Le limbe offre un épiderme à cuticule épaisse enveloppant un parenchyme homogène à nombreuses lacunes et pourvu d'un grand nombre de fibres rameuses. Les faisceaux fibro-vasculaires y sont semblables à ceux du pétiole.

En résumé, le caractère le plus saillant de cette espèce est la présence dans tous les tissus parenchymateux de la tige, de la feuille et même des bractées florales, d'un nombre consi-dérable de fibres rameuses, fait qui ne s'observe pas ailleurs chez les plantes de cette famille.

§ 6. — Limoniastrum.

Ce genre comprend trois espèces d'arbrisseaux à tiges très ramifiées, vivant dans les sables maritimes ou les régions désertiques salées. Je n'ai pu étudier la structure primaire de ces plantes, mais les caractères fournis par l'état adulte tendent à prouver qu'elle ne s'écarte pas sensiblement du type des *Statice*.

Racine. — Sur une coupe transversale d'une racine âgée de *L. monopetalum*, on trouve : en dehors une couche subé-reuse à laquelle fait suite, en dedans, une zone libérienne large. Dans cette zone, les fibres scléreuses forment des amas coniques ou triangulaires constituant le faisceau libérien en face des faisceaux ligneux. A la partie interne de ces faisceaux fibreux sont quelques tubes grillagés et le cambium en zone continue. Le massif ligneux, sans moelle au centre, est com-posé de faisceaux séparés par d'étroits rayons médullaires, dans lesquels les vaisseaux, assez larges, sont disposés en files radiales au milieu d'un prosenchyme à éléments petits et fai-blement épaissis.

TIGE. — Une section d'un rameau jeune offre la plus grande analogie avec la coupe transversale du scape de *St. sinuata*. En effet, sous un épiderme à grandes cellules et à cuticule épaisse, on trouve une zone corticale de six ou sept rangs de cellules contenant de la chlorophylle, limitée en dedans par un endoderme à grandes cellules vides. Vient ensuite une zone de cinq à sept assises de cellules fortement épaissies, surtout vers l'extérieur, en dedans de laquelle est un cercle de faisceaux libéro-ligneux faisant saillie dans la moelle. Ces faisceaux sont séparés par de larges rayons médullaires; les tubes grillagés et le cambium sont entourés intérieurement par l'arc que fait le faisceau ligneux composé de cinq ou six vaisseaux disposés en forme d'U, au milieu d'éléments peu lignifiés. A la pointe interne de ces faisceaux, le méristème primitif conserve son activité et peut fournir un certain nombre d'éléments ligneux.

Enfin, il existe dans la couche corticale ou sur le bord externe de la zone sclérenchymateuse un certain nombre de petits faisceaux vasculaires avec un arc de fibres scléreuses en dehors de leur liber.

Sur une coupe pratiquée plus bas sur le même rameau, on observe tout d'abord que les cellules de la moelle situées entre les faisceaux épaississent leurs parois à l'exception d'une ou deux files qui constituent le rayon médullaire. L'arc de cambium de chaque faisceau s'étend de chaque côté, et tous les arcs, s'unissant par leurs extrémités, forment une zone génératrice continue.

Toujours sur le même rameau, mais un certain nombre d'entre-nœuds plus bas, on observe un accroissement régulier du bois de dedans en dehors; les nouveaux vaisseaux formés se disposent en files devant les anciens. En même temps, du côté du liber on constate la formation de fibres en dedans de la zone primitive qui, devenue trop étroite, est disjointe en différents points.

Il en résulte pour une tige âgée la disposition suivante des éléments : un épiderme exfolié très tard par le liège qui se

forme au-dessous de lui ; une zone libérienne comprenant des arcs séparés de fibres scléreuses en face des faisceaux primitifs, des arcs, plus récents, à éléments moins épaissis, en dedans des premiers ; un cambium continu ; une zone ligneuse formée de faisceaux séparés avec vaisseaux larges en file au milieu d'éléments lignifiés. Moelle à cellules faiblement épaissies.

Feuille. — Les feuilles, très embrassantes, sont atténuées en pétiole élargi à sa base pour former la gaine entourant complètement la tige.

Le pétiole présente, sous son épiderme à grandes cellules et cuticule épaisse, vers sa face inférieure, une couche de cellules allongées et dressées perpendiculairement à sa surface et contenant de la chlorophylle ; vers sa surface supérieure on ne trouve aucune cellule à chlorophylle, mais dans les angles latéraux un peu de collenchyme. Au milieu du parenchyme central on trouve les faisceaux vasculaires, d'abord au nombre de trois, puis cinq, par dédoublement du faisceau médian, rangés en arc de cercle à concavité tournée vers la face supérieure. Ces faisceaux libéro-ligneux sont normalement constitués et entourés chacun d'une gaine de fibres scléreuses. Outre ces faisceaux, il en existe une autre rangée de plus petits vers la face inférieure.

Dans le limbe il existe un faisceau médian, et, de chaque côté, d'autres faisceaux également distants les uns des autres sur une même ligne, jusqu'au bord non marginé de la feuille. L'épaisseur du limbe étant plus considérable au milieu dans toute sa longueur, on observe autour du faisceau médian un cercle de petits faisceaux.

L'épiderme à cuticule assez épaisse renferme un très grand nombre d'organes de Licopoli, à tel point que le calcaire formé par ces organes enveloppe souvent complètement la feuille d'une croûte épaisse. Sous cet épiderme, aux deux faces, on observe un tissu palissadique de cellules allongées et à chlorophylle. Entre ces deux couches il y a du parenchyme ordinaire.

En résumé, la structure des *Limoniastrum* est fort simple et son caractère sera celui-ci : zone libérienne à rangées concentriques d'arcs scléreux, pas de fibres scléreuses dans le bois ou dans la moelle, faisceaux vasculaires dans l'écorce.

§ 7. — Armeria.

Les *Armeria* ont le même mode de végétation que les *Statice :* racine longue, pivotante, portant au-dessus du collet une tige qui se divise aussitôt en plusieurs branches; feuilles très engainantes à insertions très rapprochées; scape unique naissant à l'aisselle d'une des feuilles supérieures. On doit donc s'attendre à rencontrer de nombreuses analogies dans la structure.

Racine. — Une coupe transversale d'une jeune racine d'*Arm. plantaginea* offre exactement les mêmes éléments que celle d'une *Statice :* zone corticale parenchymateuse large, endoderme très net, méristème central dans lequel, au début, sont quatre faisceaux libériens alternes avec quatre faisceaux ligneux. La marche du développement général est également identique, de telle sorte qu'une racine âgée d'*Arm. plantaginea* présente les caractères suivants : en dehors zone subéreuse formée par double accroissement centripète et centrifuge; l'endoderme disloqué ne peut plus être nettement déterminé; la zone libérienne est formée d'un certain nombre de faisceaux libériens d'aspect conique ou triangulaire, la base vers le bois, le sommet en dehors et pourvu d'un petit paquet de fibres scléreuses; le cambium forme une zone continue; les faisceaux ligneux, séparés les uns des autres par des rayons médullaires étroits sont composés de vaisseaux larges en files radiales au milieu d'un parenchyme peu lignifié; pas de moelle.

Le caractère de cette structure est donc la prédominance presque absolue du parenchyme, une grande pauvreté en sclérenchyme.

Il en est de même pour l'*Arm. alpina*. La racine d'*Arm. maritima* se distingue des précédentes par la masse compacte de son bois, dont les vaisseaux sont plus grands, disposés en cercles concentriques et l'absence de rayons médullaires. Pas de fibres sclérifiées.

Tige. — J'ai trouvé la structure primaire et le développement de la tige de *Arm. plantaginea*, identiques à ce que j'avais déjà observé pour les *Statice*. Je ne répéterai donc pas les mêmes faits et je passe de suite au résultat définitif du développement complet, qui offre seul une différence entre les deux genres. La section transversale d'une tige présente à la périphérie une zone étroite de suber formé par double accroissement et s'exfoliant lentement. Sous cette couche, la zone libérienne, très large, est presque entièrement parenchymateuse. On y distingue, suivant l'âge de la plante, un certain nombre de paquets de fibres sclérifiées : les plus petits en dehors, les plus grands formant de véritables arcs en dedans contre les tubes grillagés. Ces paquets proviennent, comme dans les *Statice*, de la production alternative par le faisceau libérien de fibres et de liber mou. Le cambium, très large, ne forme pas d'anneau continu; les faisceaux ligneux, séparés les uns des autres par des rayons médullaires plus ou moins larges, comprennent un certain nombre de petits vaisseaux en files radiales au milieu d'éléments prosenchymateux non lignifiés. Moelle large dans laquelle on observe un certain nombre de petits paquets scléreux (fig. 27, pl. III).

Dans le mémoire que j'ai cité plus haut (1), D. Oliver regarde le bois de l'*Arm. maritima* comme privé de rayons médullaires. Cela n'est qu'à demi exact. Sans doute, les faisceaux ligneux sont bien privés de rayons médullaires, mais ces faisceaux sont séparés les uns des autres par des bandes plus ou moins larges de parenchyme appelées *parenchymatous processes* par Oliver, et provenant, comme la moelle, du mé-

(1) Voy. plus haut, p. 8.

ristème primitif du cylindre central. C'est pour n'avoir pas connu le développement de ces tiges qu'il n'a pu établir la véritable nature de ce parenchyme.

Suivant le point où l'on pratique la coupe, on peut observer ou non des faisceaux vasculaires dans l'écorce. En effet, les faisceaux foliaires se détachent du massif ligneux central et montent pendant un certain temps obliquement dans l'écorce.

La tige d'*Arm. maritima* diffère de la précédente par l'absence complète d'éléments sclérifiés ; il en est de même pour l'*Arm. alpina*.

Au contraire, *Arm. maderensis* présente un grand nombre de paquets scléreux dans la zone libérienne, des fibres lignifiées autour des vaisseaux dans le bois. Enfin, tout l'élément parenchymateux offre des cellules d'une dimension plus considérable que dans les autres espèces.

Dans *Arm. Boissieriana*, le nombre des faisceaux fibreux de la zone libérienne est plus élevé que dans *Arm. maderensis*, et le bois a ses éléments plus compacts et tous lignifiés.

Enfin dans *Arm. pungens* la lignification est plus complète encore. Le bois se présente alors formé de plusieurs secteurs, quatre ou cinq, séparés par des rayons médullaires qui se détruisent rapidement par suite de leur faiblesse.

Partout dans les tiges âgées le parenchyme de la zone libérienne et des parties externes de la moelle se remplit de plumbagin.

En somme, le caractère propre de la structure de ces tiges est surtout négatif : elles offrent peu de fibres scléreuses, pas de zone scléreuse continue dans la zone libérienne, pas de massif ligneux compact, bois formé de faisceaux toujours disjoints.

Feuille. — Le passage des faisceaux de la tige à la feuille se fait comme dans les *Plumbago* et les *Statice*. Les feuilles se développent tout autour du point végétatif et elles reçoivent tout d'abord trois faisceaux libéro-ligneux du jeune axe : un constituant la nervure médiane, deux latéraux. Chaque

faisceau est muni d'un endoderme propre à grandes cellules.

Dans les *Armeria,* il n'y a pas, à proprement parler, de pétiole ; le limbe est élargi à la base en une gaine qui entoure la tige complètement d'abord, puis presque complètement lorsqu'elle est développée entièrement. La disposition des faisceaux est donc la même dans toute l'étendue de ces feuilles. Les trois faisceaux primitifs se dédoublent et fournissent ainsi, de chaque côté du faisceau médian, qui reste le plus volumineux, des faisceaux plus petits rangés sur la même ligne dans le plan du limbe.

Le limbe est tout entier parenchymateux ; vers la face supérieure les cellules sont dressées perpendiculairement à cette face et forment un tissu palissadique à chlorophylle ; vers la face inférieure elles sont moins régulièrement disposées et constituent un parenchyme lacuneux. Dans la gaine, le parenchyme est partout homogène et sans chlorophylle. Nulle part on n'observe de fibres scléreuses.

L'épiderme à grandes cellules porte des stomates et des organes de Licopoli sur les deux faces du limbe ; il est très peu adhérent à la face supérieure ou interne de la gaine.

Scape. — Le scape des *Armeria* n'est jamais ramifié comme celui des *Statice,* mais sa structure est néanmoins identique. Dans le scape de *Arm. plantaginea* on trouve en effet, sous l'épiderme à grandes cellules et cuticule épaisse, une zone corticale, dont les deux ou trois rangées externes de cellules forment un tissu palissadique à chlorophylle ; zone de fibres scléreuses en dedans de laquelle les faisceaux libéro-ligneux sont disposés suivant deux cercles concentriques, les plus petits en dehors, les plus grands en dedans, faisant saillie dans une moelle très large et pourvus à leur pointe interne d'un foyer de méristème développant des vaisseaux secondaires.

§ 8. — Acantholimon.

On retrouve dans les *Acantholimon*, plantes de montagnes, le même port que dans les *Statice* et surtout les *Armeria*. Les tiges courtes sont toutes couchées ou enfouies dans le sol et se divisent dès la base en un plus ou moins grand nombre de rameaux munis de feuilles à leur sommet seulement. Ces feuilles, très engainantes, sont parfaitement triquètres, différant en cela de celles des *Armeria* qui sont planes et seulement un peu repliées suivant la nervure médiane. Les feuilles flétries s'infléchissent sur leur base et se détruisent peu à peu sans tomber, de telle sorte que les gaines restent adhérentes à la tige. Les inflorescences sont portées sur un scape simple ou rameux.

Racine. — J'ai pu étudier la structure primaire et le développement de la racine au moyen de semis d'*Ac. glumaceum*. Comme dans les *Statice* et *Armeria*, on trouve dans cette racine une couche corticale parenchymateuse fort épaisse, et au centre, entouré d'un endoderme très net, un cylindre de méristème dans lequel s'organisent tout d'abord quatre faisceaux ligneux alternes avec quatre faisceaux libériens. Les modifications apportées par le développement sont peu nombreuses : il se forme une couche subéreuse à la périphérie, et la zone corticale, par suite de la disparition partielle de l'endoderme, est en partie confondue avec la zone libérienne. Dans cette dernière les faisceaux libériens sont triangulaires : leur sommet est en dehors, leur base en face d'un faisceau ligneux. Le massif ligneux est formé d'un certain nombre de files de vaisseaux entourés d'éléments lignifiés et séparés les uns des autres par du parenchyme. — Pas de moelle.

Dans d'autres racines, par exemple celle d'*Ac. setiferum*, on observe un massif ligneux formé par couches concentriques sans moelle ni rayons médullaires, et des paquets fibreux dans la zone libérienne.

Tige. — On observe dans la jeune tige d'*Ac. glumaceum* les mêmes phénomènes que dans celle des *Statice*. Après qu'il s'est formé dans le massif central de méristème un cercle de faisceaux libéro-ligneux, on voit se détacher au niveau de l'endoderme toute la zone corticale pour former une feuille. Il en résulte pour la tige âgée l'absence de toute zone corticale parenchymateuse et de tout endoderme. Le suber, qui se forme à la périphérie par double accroissement centrifuge et centripète, est toute l'écorce de cette tige. La zone libérienne reste étroite et dépourvue de fibres sclérifiées. Les faisceaux libéro-ligneux sont séparés les uns des autres par des rayons médullaires qui persistent à tous les âges de la plante (fig. 28, pl. III).

Pour toutes les espèces de ce genre, la période végétative étant fort courte, le cambium produit, au début de cette période, de gros vaisseaux en rangée circulaire, puis d'autres plus petits et ainsi de suite en diminuant jusqu'à la fin de cette période. Il en résulte pour la constitution définitive de la tige un bois disposé en faisceaux en éventails séparés les uns des autres par de larges rayons médullaires. Dans ces faisceaux, les vaisseaux sont rangés en un ou deux arcs pour chaque zone d'accroissement, et il arrive que par suite de la faiblesse des assises produites à la fin des périodes végétatives, les zones se séparent les unes des autres par rupture des éléments faibles. C'est ce qui a lieu dans les tiges âgées d'*Ac. glumaceum*.

Cette disposition avait déjà été remarquée par D. Oliver pour les tiges de plusieurs *Acantholimon*, ce qui lui avait permis de rapprocher ce genre des *Acanthophyllum*, dans lesquels on observe une disposition analogue.

En général les fibres du bois s'épaississent beaucoup ; dans quelques espèces telles qu'*Ac. glumaceum*, cet épaississement n'a pas lieu d'une manière régulière et on trouve alors des îlots de fibres lignifiées au milieu des zones d'accroissement.

Ces paquets scléreux sont souvent disposés en files radiales

ainsi que l'a fait observer D. Oliver (*Parenchymatous radial plates or cords*).

On retrouve les mêmes dispositions avec paquets de fibres dans le bois dans *Ac. androsaceum* et surtout *Ac. tragacanthinum* où les paquets sont gros, nombreux et disposés sur les bords des faisceaux.

Dans *Ac. Kotschyi* le bois des faisceaux, nettement séparés, est formé de fibres régulièrement épaissies et on ne trouve aucun élément scléreux dans la moelle ou la zone libérienne. Il en est de même dans *Ac. venustum* dont les éléments ligneux sont très épaissis et dont les zones d'accroissement sont plus unies entre elles. Dans *Ac. acerosum*, mêmes dispositions, avec épaississement plus considérable des fibres ligneuses.

En résumé les caractères saillants de cette structure sont la séparation des faisceaux, la disposition par couches concentriques des zones d'accroissement pouvant se détacher les uns des autres, l'absence complète de tout élément scléreux dans la zone libérienne et dans la moelle.

Feuille. — Comme dans les autres genres, trois faisceaux libéro-ligneux se rendent de la tige dans la feuille des *Acantholimon*. Dans *Ac. glumaceum*, ces faisceaux sont situés, le plus gros au centre, les deux plus petits le long des bords non marginés de la feuille. Ils se dédoublent : le médian donnant de petits rameaux qui se disposent en cercle autour de lui, les latéraux en donnant aussi qui se placent en dedans d'eux dans le plan du limbe. Chaque faisceau est pourvu d'un arc scléreux considérable en dehors du liber, et d'un autre arc de fibres également épaissies en dehors du bois.

L'épiderme a ses cellules petites, et au-dessous de lui les cellules, aux deux faces de la feuille, sont dressées sur deux ou trois rangs en un parenchyme palissadique à chlorophylle. Dans le centre, les cellules sont arrondies et dépourvues de chlorophylle.

Scape. — Le scape des *Acantholimon* est simple ou ramifié,

mais sa structure est analogue à celle des scapes de *Statice* ou d'*Armeria*.

Dans *Ac. glumaceum*, la coupe transversale du scape présente en dehors un épiderme à petites cellules se prolongeant parfois en poils simples. Sous cet épiderme, les cellules de l'assise la plus externe de la zone corticale sont dressées perpendiculairement à l'épiderme, formant ainsi un parenchyme palissadique. Cette assise contient seule de la chlorophylle ; les autres assises plus internes, à cellules arrondies, n'en contiennent pas. En dedans de ce parenchyme cortical, zone de six à sept assises de fibres sclérifiées, sur le bord interne de laquelle sont disposés, en une seule rangée, les faisceaux libéro-ligneux faisant saillie dans la moelle. Faisceaux surnuméraires dans la zone corticale.

Dans *Ac. setiferum*, le scape ramifié est presque trigone et sa structure diffère de la précédente par un épiderme à cellules plus grandes et cuticule plus épaisse, par une zone corticale de parenchyme homogène dont toutes les cellules contiennent de la chlorophylle. La zone scléreuse, les faisceaux libéro-ligneux, la moelle, présentent les mêmes dispositions que dans l'espèce précédente.

En résumé, les caractères anatomiques de ce genre sont ceux de la tige, auxquels on peut ajouter la présence d'un parenchyme palissadique aux deux faces du limbe de la feuille.

§ 9. — L'épiderme.

Dans toutes les Plombaginacées, l'épiderme est pourvu d'une cuticule en général épaisse. Cette épaisseur est en rapport direct avec la nature du milieu où vit la plante. Chez les espèces désertiques ou maritimes, la cuticule a une épaisseur considérable, par exemple *Limoniastrum monopetalum*, *Statice cylindrifolia*, *imbricata*, *Limonium* (fig. 39, pl. IV), *Dodartii*. Chez les espèces montagnardes ou de l'intérieur, cette épaisseur est moindre : *Armeria plantaginea*, *Acantholimon*.

Enfin chez les *Plumbago* qui vivent dans un air plus ou moins humide et dans des endroits souvent ombragés, on trouve le moindre degré d'épaisseur (fig. 33 et 41, pl. IV).

La surface de cette cuticule, surtout lorsqu'elle est épaisse, est sillonnée de stries plus ou moins fines et nombreuses (*Arm. plantaginea* (fig. 45, pl. V), *St. Limonium* (fig. 37, pl. IV), *Dodartii*).

Les cellules épidermiques sont en général de forme polygonale irrégulière chez les *Statice*, *Armeria*, *Limoniastrum*, ou bien sinueuse chez les *Plumbago* (fig. 38, pl. IV). Leur épaisseur variable est en général plus considérable que celle des cellules du parenchyme sous-jacent.

Stomates. — On trouve des stomates dans toute l'étendue de l'épiderme, soit sur la tige, les deux faces de la feuille ou les organes floraux. Je n'ai constaté aucune différence sensible entre leur nombre à la face supérieure et inférieure du limbe. En général les cellules stomatiques affleurent à la surface de l'épiderme, mais là où la cuticule est épaisse, elles sont enfoncées au fond d'un puits d'une hauteur variable (*St. cylindrifolia*, fig. 29). La forme des stomates est absolument régulière, leurs dimensions parfois très petites comme dans *Pl. aphylla*, *Larpentæ* (fig. 41). Quant à leur mode de formation, il est variable. Tantôt la cellule-mère subit une seule partition et chacune des deux cellules ainsi formée, par une nouvelle partition, fournit une cellule stomatique (*Arm. plantaginea*, fig. 45); tantôt au contraire, les cellules stomatiques ne sont formées qu'après une série de partitions successives (deux ou trois dans *St. Dodartii*, un plus grand nombre dans *Pl. aphylla*). Les cellules-mères ont en général une cuticule moins épaisse que celles des cellules voisines. Dans le cas de plusieurs partitions de la cellule-mère, le stomate est pourvu de cellules annexes latérales, quelquefois placées aux extrémités de la fente stomatique (*Pl. Larpentæ*) (1).

(1) M. J. Vesque range les stomates des Plombaginacées dans deux de ses

Dans *St. imbricata*, la cellule-mère n'éprouve aucune partition préalable, et les cellules stomatiques se découpent en plein dans son milieu. L'aspect du stomate, ainsi formé, est donc tout spécial : il ressemble assez à une boutonnière pratiquée au milieu de la peau peu tendue d'un tambour, la portion de la cellule-mère qui entoure le stomate étant en effet presque dépourvu de cuticule et plissé radialement. Cette disposition favorise le fonctionnement du stomate, l'épaisseur de la cuticule dans cette espèce étant considérable.

Poils. — Dans un grand nombre d'espèces l'épiderme est pourvu de poils plus ou moins abondants; ils peuvent exister sur toutes les parties de la plante : j'ai indiqué plus haut le lieu spécial où on les trouve sur la tige des *Plumbago* et en particulier de *Pl. aphylla*. Ces poils sont simples. La cellule épidermique qui leur donne naissance s'allonge en dehors, repoussant la cuticule; le poil est alors court ou allongé, gros, à parois très épaisses (*Plumbago*, *St. elata*, *imbricata*). Dans *St. sinuata* et *puberula*, les poils atteignent quelquefois de très grandes dimensions, $0^m,005$ à $0^m,01$. Ils sont encore unicellulaires, mais leurs parois sont plus minces et portent de petites aspérités ou saillies extérieures. Dans *St. puberula* le poil se renfle un peu au-dessus de la cellule épidermique qui l'a formé; il paraît alors articulé.

En général, ces poils sont disséminés sans ordre sur toute la surface de l'épiderme; mais dans quelques espèces, ils sont groupés par trois ou quatre, provenant de cellules épidermiques voisines (*St. puberula*), ou bien disposés en cercle autour des organes de Licopoli, comme dans *St. elata* (fig. 40).

Sur les calices des *Plumbago* on trouve de longs poils sécrétant un liquide visqueux et gluant sur lequel viennent se coller des mouches, de petits insectes, des graines, des poussières, etc., ce qui a fait un instant considérer ces plantes

types de stomates : 1° *type crucifère*, Statice, Pl. Larpentæ; 2° *type rubiacé*, Acantholimon. — Voy. *Caractères des principales familles gamopétales tirés de l'anatomie de la feuille* (*Ann. sc. nat.*, 7e série, I, 1885, p. 350).

comme carnivores (1). Ce liquide sèche très difficilement : au bout de longues années les échantillons d'herbier sont toujours gluants; il ne se dissout presque pas dans l'alcool : des inflorescences de *Plumbago* conservées longtemps dans l'alcool présentent des glandes aussi visqueuses que si elles étaient fraîches.

Ces poils proviennent d'une cellule épidermique qui se divise tout d'abord en deux : une cellule basilaire, une cellule supérieure à celle-ci. La première s'allonge en dehors et par un grand nombre de divisions successives forme le pied de la glande. La seconde se divise d'abord en deux, puis en quatre, au moyen de deux cloisons en croix, et dont les plans sont parallèles à l'axe du pied. Puis des divisions tangentielles aux premières et ensuite perpendiculaires, donnent lieu à une masse cellulaire qui constitue la tête ou la glande du poil. Ces glandes ont été rangées par M. J. Martinet (2) dans son *premier genre* de glandes ou *glandes extérieures*. On trouve à la face interne du calice des poils capités très analogues aux précédents, mais non glanduleux et pourvus d'un très court pédicelle. M. J. Martinet les considère comme analogues aux mamelons qui forment la base de certains « poils lymphatiques ».

Organes de Licopoli. — On remarque sur les tiges et surtout sur les feuilles des Plombaginacées de nombreux petits amas de calcaire réunis souvent en une croûte épaisse. Peu de botanistes ont cherché à connaître la nature et l'origine de ces petits amas de substance minérale. Dans les descriptions, on les désigne vaguement : Boissier dit, en parlant du *Limoniastrum monopetalum* : totum dense calcareo-leprosum glaucum ; Grenier et Godron disent de la même plante que ses feuilles

(1) Davau, *Plumbago scandens* L., plante carnivore (*Revue hort.*, 1878, p. 464-465).

(2) J. Martinet, *Organes de sécrétion des végétaux* (*Ann. sc. nat.*, 5e série, XIV. 1872).

sont *entièrement couvertes de petits tubercules blancs et déprimés.*

Cependant, dès 1830, M. Henri Braconnot avait tenté l'analyse de cette substance minérale, et il avait signalé l'existence d'organes spéciaux pour la produire (1). En effet, en lavant sur un entonnoir des feuilles de plusieurs espèces de *Statice* avec de l'acide chlorhydrique étendu, il avait obtenu une dissolution de cette substance, qu'il reconnut être du carbonate de chaux dans laquelle nageaient de légers utricules transparents, probablement, dit-il, les organes qui produisent ce carbonate. Mais cette observation est restée inconnue à la plupart des botanistes; M. de Bary seul en fait mention.

J'ai dit plus haut que c'est à Gaetano Licopoli que l'on doit les premières recherches sur les organes producteurs de carbonate de chaux. Dans son premier mémoire (1867) Licopoli, qui ne paraît pas avoir connu la note de H. Braconnot, décrit d'une manière complète le mode de formation de ces organes dans le *Limoniastrum monopetalum*. Il désigne leur production calcaire sous le nom de *macchie bianche*. Sur de très jeunes feuilles on voit vers leur extrémité de petits mamelons formés par quatre cellules saillantes en dehors de l'épiderme et circonscrivant un espace carré. A un stade plus avancé du développement, on peut constater un plus grand nombre de cellules. Par suite de l'accroissement général de la feuille, ces cellules saillantes semblent rentrer dans l'épiderme et l'espace qu'elles circonscrivent devient une cavité. Au centre et au fond de cette cavité, qui constitue alors la partie externe de l'organe, se trouvent quatre cellules provenant par deux divisions successives en croix d'une cellule-mère primitive, qui vont former l'organe même. Ces quatre cellules s'allongent perpendiculairement à l'épiderme ; ayant acquis leur entier développement, elles se séparent les unes des autres de manière à laisser entre elles un méat ouvert vers l'extérieur, fermé vers

(1) *Ann. de chimie et phys.*, 1830, 2e série, LXIII, p. 373.

l'intérieur par les parois des cellules qui restent soudées à la partie inférieure. Il en résulte une poche (*borsetta*) à parois doubles, les parois de chaque cellule étant plus ou moins rapprochées l'une contre l'autre. L'ouverture externe de cette poche se trouve au fond d'un entonnoir plus ou moins profond et large, creusé dans la cuticule et bordé par les quatre ou huit cellules qui formaient le mamelon primitif.

Telle est, en peu de mots, la manière dont Licopoli a compris le développement et la structure de cet organe. M. de Bary (1) ne paraît pas avoir connu ces recherches de Licopoli, et il décrit l'organe en question d'une manière toute différente. Il le regarde comme formé de huit cellules provenant d'une seule cellule-mère primitive. Par deux cloisons en croix cette cellule est partagée en quatre. Chacune de ces dernières se divise à son tour en deux, de telle sorte que l'une des nouvelles cellules est triangulaire et interne, l'autre étroite et périphérique (voy. *a* et *b*, fig. 51, pl. V, et l'explication des figures). Il ne parle pas de méat intercellulaire.

Deux auteurs, M. G. Volkens (2) d'abord, M. Woronin (3) ensuite, ont repris les observations de M. de Bary et ont adopté son interprétation sans y rien ajouter de bien saillant. Comme M. de Bary, ils paraissent ne pas connaître les recherches de Licopoli, du moins ils n'en font nullement mention. G. Volkens pense que le recouvrement des feuilles du *Limoniastrum monopetalum* par le calcaire produit, doit influencer la transpiration. Les figures très exactes qu'il donne de ces organes dans plusieurs espèces de Plombaginacées, ainsi que celles de Woronin, me dispenseront d'en fournir de nouvelles à la fin de ce travail.

Depuis plus de deux ans que je poursuis les recherches expo-

(1) A. de Bary, *Vergleichende Anatomie des Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne*, Leipzig, 1877, p. 113.

(2) G. Volkens, *Uber die Kalkdrüsen der* Plumbagineen (*Berichte d. d. bot. Ges.*, Jahrg. II, 1884, Heft 7, S. 334).

(3) Woronin, *Notiz über die Structur der Blätter von* Statice monopetala L. (*Bot. Zeitung.*, Jahrg. XLIII, mars 1885, n° 12).

sées dans ce mémoire, j'ai, à maintes reprises, examiné la structure des organes en question sur un grand nombre d'espèces et au moyen de préparations différentes. Je n'ai connu les travaux de MM. de Bary, Volkens et Woronin, sur le même sujet, qu'assez récemment, lorsque déjà mes observations m'avaient permis de me faire une opinion. Or, malgré la haute autorité et la compétence certaine des botanistes que je viens de nommer, il m'est impossible d'admettre leur interprétation sous peine de renier une conviction profonde, et, je crois, fondée.

Tout, au contraire, me porte à reconnaître l'exactitude des observations de G. Licopoli et à formuler ainsi avec lui la structure de l'organe en question :

La cellule-mère se divise tout simplement en quatre et chacune de ces cellules est sécrétrice : leur produit s'amasse entre elles dans l'espace intercellulaire, et il est rejeté au dehors par suite de la tension des cellules qui restent toujours unies à leur partie inférieure.

Voyons ce qui peut faire croire à la présence de huit cellules. L'organe, vu par sa face supérieure sur un lambeau d'épiderme, se présente sous forme d'un cercle divisé en quatre secteurs par deux diamètres perpendiculaires l'un sur l'autre. Chacun de ces secteurs *paraît* lui-même divisé en deux par une ligne tangentielle bien moins nette que les autres (voy. fig. 37 et 38, pl. IV, et fig. 45, pl. V). C'est la paroi interne de chaque cellule sécrétrice, paroi limitant le méat intercellulaire central qui correspond à cette ligne. Sur une coupe longitudinale de l'organe, on se rend parfaitement compte de cette disposition (voy. fig. 52 et 53, pl. V). Les cellules sécrétrices sont courbes, unies entre elles par leurs parties inférieures, libres dans tout le reste de leur hauteur. Mais, lorsque la substance produite s'amasse dans le méat, celui-ci se dilate vers le milieu de la hauteur des cellules, dont les extrémités supérieures restent rapprochées tant que la quantité de substance n'est pas trop considérable. La tension interne des quatre cellules provoque seule la sortie du

produit par la pression qu'exercent sur lui les parois du méat. Ce mécanisme, qui m'a été révélé par l'observation exposée plus bas, peut seul résulter d'une telle structure. S'il y avait huit cellules, la substance serait simplement exsudée par la face externe de l'organe. C'est certainement la présence du produit dans le méat qui a pu en cacher l'existence, d'autant plus facilement que les extrémités supérieures des quatre cellules sont le plus souvent rapprochées et apparaissent comme quatre cellules centrales distinctes.

Souvent on observe quatre lignes courbes en dehors des cellules sécrétrices et donnant l'illusion de quatre cellules (*Plumbago Larpentæ*, *scandens*, *europæa*, *Limoniastrum monopetalum*). Cela a été parfaitement figuré par Volkens (fig. 4 du mémoire cité) et Woronin (fig. 6, *loc. cit.*). Ces quatre lignes correspondent aux cloisons des cellules épidermiques adjacentes à l'organe et limitent par conséquent un espace entre elles et l'organe. Chacun des espaces ainsi formés est occupé par la cellule sécrétrice correspondante lorsque celle-ci est gonflée. On peut parfaitement se rendre compte de ce fait sur une coupe longitudinale de l'organe (fig. 53, pl. V, et fig. 5 du mémoire de Volkens).

J'avoue qu'il est souvent difficile de bien saisir cette disposition pourtant très simple, car dans les préparations d'épiderme, les diverses parties de l'organe sont vues superposées les unes aux autres, ce qui peut être une cause d'erreur. C'est après de longues et minutieuses recherches sur de nombreuses préparations d'espèces diverses, qu'il m'a été possible de me rendre un compte exact, je crois, de cette structure, et de la comprendre mieux que ne l'avait fait Licopoli.

Quant à l'origine et au développement de la glande, je n'ai constaté nulle part ce mamelon primitif formé de plusieurs cellules dont parle le savant botaniste italien. A quelque âge qu'on observe ces organes dans le *Limoniastrum monopetalum*, on les trouve toujours pleins de substance calcaire, dont on ne peut les débarrasser complètement par les acides sans altérer les tissus, ce qui ne permet pas de les connaître exac-

tement. Mais on évite cet inconvénient en s'adressant à des espèces qui produisent très peu de calcaire, les *Armeria*, par exemple. Dans ces plantes, les organes en question fonctionnent très faiblement et un acide étendu suffit pour les débarrasser de toute leur production minérale. Or, dans ces plantes, bien que j'aie constaté la présence des organes sur les feuilles les plus jeunes, même sur les feuilles cotylédonaires au moment où elles rejettent les enveloppes de la graine en germination, je n'ai jamais vu de mamelons saillants au-dessus de la surface de l'épiderme. Une cellule épidermique produit une cellule-mère de l'organe qui se divise comme on vient de le voir.

Licopoli ne dit rien de la façon dont fonctionnent ces organes. Pour lui, la substance produite est du carbonate de chaux, excrété et non sécrété par la glande, bien distincte par son développement et sa structure, d'un stomate quelconque. Telle est la conclusion à laquelle il était arrivé à la fin de son premier mémoire, conclusion qu'il rejette presque aussitôt dans une note où il assimile les organes des Plombaginacées aux stomates des *Marchantia*. Mais depuis, dans un mémoire général sur les stomates et les glandes des plantes, il est revenu à sa première opinion. Il compare ces organes, qu'il nomme alors *glandes calcifères*, à celles que l'on observe sur le bord des feuilles d'un certain nombre de Saxifrages ; il déclare leur fonction *excrétrice* et en rapport avec les stomates.

J'ai pu exactement et expérimentalement me rendre compte du fonctionnement de ces organes.

Au printemps 1884, je fis un semis de *Plumbago capensis* et *zeylanica*. Pendant tout l'été, les jeunes pieds restèrent sur ma table de laboratoire, et je constatai sur les feuilles des efflorescences blanches, floconneuses, absolument semblables à des moisissures, qui me firent croire au dépérissement de mes plantes. A l'automne, les jeunes pieds furent placés dans les serres du Muséum, sauf un de *Pl. zeylanica* qui resta sur ma table. Pendant l'hiver, les efflorescences disparurent, et, dès le commencement de l'été 1885, elles se montrèrent extrê-

mement abondantes sur les feuilles et la tige, du reste très vigoureuse. L'examen au microscope me fit aussitôt reconnaître qu'elles étaient formées de petites pelotes de filaments blancs, opaques, enroulés comme de petits paquets de vermicelle. Je leur fis subir une série de réactions dont voici les résultats. Ces filaments fondent *instantanément* dans l'eau, dans une dissolution de potasse, dans le chlorure de calcium, le chloro-iodure de zinc, le nitrate de mercure; ils sont solubles avec effervescence dans les acides azotique et chlorhydrique non étendus; dans ces mêmes acides étendus d'eau, ils fondent presque instantanément avec une effervescence très faible. Ils sont insolubles dans la potasse caustique, l'alcool, l'éther, le chloroforme, l'ammoniaque, l'acide acétique cristallisable, la glycérine. Ils ne se colorent par aucun des réactifs précédents, ni par les substances colorantes ordinairement employées.

Il résulte tout d'abord de ce premier examen que les filaments en question sont très avides d'eau ou seulement d'humidité, dans laquelle ils fondent rapidement. J'ai pu m'en convaincre en soufflant sur les feuilles du *Plumbago;* je voyais aussitôt disparaître l'aspect cotonneux des filaments et, lorsque la vapeur d'eau avait disparu, il restait à leur place un petit amas *amorphe* de substance minérale.

J'arrachai alors sous l'alcool des lambeaux d'épiderme aux feuilles, et, dans deux ou trois circonstances heureuses, je pus mettre sous l'objectif du microscope de ces lambeaux sur lesquels on voyait distinctement un filament blanc s'échapper d'un organe et se pelotonner au-dessus de son orifice.

La cause de cette production de filaments sur le pied de *Plumbago* était facile à mettre en évidence. Le cabinet où se trouvait le pied, exposé au midi, jouit d'une atmosphère très sèche; de plus, je n'arrosais jamais la plante en la mouillant, mais seulemant en versant l'eau sur la terre du pot. J'allai chercher dans les serres où ils avaient passé l'hiver, deux autres jeunes plants, un de *Pl. zeylanica* et un de *Pl. capensis*, portant sur toute leur surface les petits disques de calcaire

caractéristiques, sans aucune trace de filaments. Ils furent placés près du premier pied, dans les mêmes conditions que lui, arrosés de même. Au bout d'un mois, on pouvait constater sur l'un et l'autre des filaments blancs remplaçant la plupart des disques de calcaire.

Bien que l'analyse chimique de ces filaments ne soit pas actuellement terminée, M. L. Bourgeois, qui a bien voulu la commencer, ce dont je le remercie bien sincèrement ici, les regarde comme formés d'un mélange de carbonate et d'azotate de chaux, et non pas seulement de carbonate comme l'avaient cru MM. Braconnot et Licopoli.

Les conclusions de ces expériences sont faciles à déduire et en même temps instructives (1).

1. La substance minérale formée par les organes de Licopoli s'échappe sous forme de filaments, par suite de la pression exercée sur la cavité centrale de l'organe par les quatre cellules sécrétrices, d'où le pelotonnement des filaments au-dessus de l'orifice.

2. Dans une atmosphère humide ou en présence de l'eau (pluie, arrosage, embruns), la substance minérale, s'hydratant aussitôt, ne conserve pas sa forme de filaments et s'étale en un petit disque à la surface de l'épiderme.

3. Le rôle de cette substance ne peut être assimilé qu'à celui des poils chez les autres plantes : c'est un rôle régulateur de la transpiration. En effet, on sait que l'influence du milieu désertique ou maritime est très active sur la transpiration; les Plombaginacées qui vivent dans ces milieux sont donc obligées de se défendre contre eux et elles suppléent à l'absence de poils par l'accumulation à leur surface d'une

(1) Bien que les résultats ci-dessus me paraissent incontestables, je me suis proposé de poursuivre sur d'autres espèces des recherches du genre de celles-ci, dans le but d'établir nettement quels milieux peuvent influencer la sécrétion des organes de Licopoli, et quelle est l'origine de la substance minérale sécrétée. Cette origine, en effet, paraît encore discutable : la connaissance exacte de la composition de cette substance permettra sans doute de diriger les recherches dans un sens fécond.

substance minérale puisée très probablement dans le sol. Les espèces absolument désertiques, les *Limoniastrum*, un certain nombre de *Statice*, par exemple, sont revêtues d'un encroûtement calcaire qui les défend contre une évaporation trop grande. Au contraire, les *Armeria*, *Acantholimon*, vivant sur les montagnes, sont moins soumis à ces influences; aussi leurs organes de Licopoli, peu nombreux, ne fonctionnent que faiblement. Les *Plumbago* vivent, pour la plupart, dans des lieux ombragés et alors leurs organes de Licopoli sont peu abondants, ou bien dans les endroits chauds et découverts, et alors ils ont peu de feuilles, leurs tiges sont cannelées, et dans les sillons qu'elles présentent, les stomates sont cachés entre des poils nombreux (*Pl. aphylla*).

Les organes de Licopoli ont donc un rôle physiologique, celui de régulariser la transpiration. Il y a lieu de se demander maintenant s'il ne conviendrait pas de considérer ces organes comme sécréteurs plutôt qu'excréteurs, comme le pensait Licopoli. En effet, l'application à un but parfaitement déterminé, de cette production de substance minérale, semble bien indiquer une fonction sécrétrice. On pourrait dire, il est vrai, que les Plombaginacées vivant dans des stations pourvues de chaux sous divers états, cherchent à se débarrasser des sels qu'elles ont formés avec elle en les expulsant, les excrétant. Mais un certain nombre de ces plantes, les *Armeria*, par exemple, vivent dans des endroits sablonneux ou schisteux, et cependant elles ont des organes de Licopoli, il est vrai en petit nombre, mais fonctionnant, c'est-à-dire produisant des sels de chaux. Je suis donc tout porté à croire que la fonction de ces organes est réellement sécrétrice.

En résumé, si l'on admet comme démontré le fonctionnement et le rôle physiologique des organes que je viens d'étudier, on se trouve actuellement en présence de deux opinions au sujet de leur structure. MM. de Bary, Volkens et Woronin les regardent comme formés de huit cellules; en m'appuyant sur l'autorité de Licopoli, je les crois formés de quatre seulement. C'est donc autant pour appeler l'attention sur cette

controverse et sur les organes si spéciaux, si caractéristiques des Plombaginacées qui en sont la cause, que pour honorer le savant botaniste italien dont les premières recherches sur ce sujet sont restées trop ignorées, j'ai cru devoir attribuer à ces appareils sécréteurs le nom d'*organes de Licopoli*, dénomination ne préjugeant en rien ni de leur structure, ni de leur fonction.

CHAPITRE II. — ORGANES FLORAUX.

§ 1er. — Inflorescence.

L'inflorescence des Plombaginacées, après avoir donné lieu à de nombreuses controverses, a été parfaitement décrite par F. Petri pour le genre *Armeria*. Néanmoins, M. Eichler (1) ne s'est pas rendu un compte exact de l'inflorescence des *Plumbago*, qu'il regarde comme un épi. Ce n'est qu'une étude approfondie du développement, faite dans un grand nombre de types, qui m'a permis de considérer les inflorescences de tous les genres comme construites sur le même plan originel.

Dans les *Plumbago*, *Vogelia*, *Limoniastrum*, l'inflorescence termine chaque rameau. Dans les *Statice* suffrutescentes il en est de même, mais dans celles qui sont pourvues d'une rosette de feuilles radicales il existe une tige florifère caduque à laquelle on a donné le nom de *scape*. Le même nom a été attribué au support de l'inflorescence des *Armeria* et des *Acantholimon*.

Chez tous les genres, le rameau floral ou le scape est muni de bractées fertiles ou stériles de différentes formes. Dans les *Plumbago*, c'est une feuille simplement réduite, ne possédant plus que le faisceau vasculaire médian et offrant les mêmes caractères anatomiques. Dans les *Statice*, la bractée ne possède que fort peu de mésophylle, elle est bordée par une

(1) Eichler, *Blüthendiagramme*, I, p. 328.

marge incolore, analogue à celle des feuilles de quelques espèces. Dans les bractées les plus inférieures il existe un faisceau vasculaire médian, court; dans les supérieures très réduites, ce faisceau manque. Dans le *Limoniastrum*, les bractées sont épaisses, étroitement marginées; leur épiderme est revêtu d'une forte couche de cuticule, et le mésophylle chlorophyllien est formé de plusieurs assises de cellules.

L'inflorescence d'un *Plumbago* se présente sous forme d'un épi à fleurs plus ou moins serrées, terminant chaque rameau. Chaque fleur, née à l'aisselle d'une bractée, est pourvue de deux autres bractées latérales. Dans quelques espèces, *Pl. europæa*, *micrantha*, *Larpentæ* (*Ceratostigma plumbaginoides* Boiss.), les fleurs ne se présentent jamais solitaires, mais réunies par groupes de cinq ou sept. Si l'on étudie le développement de l'un de ces groupes, on observe que le point végétatif, le jeune axe, est placé immédiatement contre la bractée produite par l'axe primitif. Sur ce jeune axe, que je considérerai comme primaire, on voit se produire au-dessous de son sommet un premier bourrelet saillant un peu latéral (à droite ou à gauche suivant l'odre d'apparition auquel appartient cet axe), suivi bientôt après d'un second bourrelet sur le côté opposé. Ce sont les deux bractées secondaires ou latérales. Tout autour du point végétatif, toujours au-dessous du sommet, se produisent dans un ordre qui sera indiqué plus bas, cinq mamelons, qui sont les sépales. A cet état donc, on a une jeune fleur appliquée contre la bractée-mère et entourée de deux bractées latérales.

Avant que les sépales aient pris plus de développement, on constate sur le petit axe, au-dessous d'eux et dans l'aisselle formée par la bractée latérale la première apparue, la présence d'une petite saillie qui n'est autre chose qu'un nouveau point végétatif, un axe secondaire par rapport à celui que l'on a tout d'abord considéré comme primaire. A partir de ce moment, l'allongement du rameau floral se fait par un accroissement intercalaire dans la partie située entre le sommet de l'axe primaire et le point d'insertion de ses deux bractées laté-

rales. Cet accroissement permet aux axes secondaires et tertiaires de se développer à leur aise. De chaque côté du point végétatif secondaire se montrent deux bractées latérales ; tout autour de son sommet apparaissent cinq mamelons, qui sont des sépales ; en un mot, il se produit pour ce nouvel axe ce que nous venons de voir se produire pour l'axe primaire. Les mêmes phénomènes s'observent à l'aisselle de la seconde bractée latérale (deuxième apparue) de l'axe primaire, et on a un axe de troisième génération situé au-dessus de l'axe secondaire, et à 2/5 de circonférence de ce dernier.

A ce moment, on a donc une fleur terminale au-dessous de laquelle se trouvent deux autres fleurs. Après cette première phase, nullement distincte des suivantes par son mode de développement ou par un temps d'arrêt, on voit se produire aux aisselles des bractées latérales des axes secondaires et tertiaires des faits identiques aux précédents, de telle sorte qu'on peut considérer les axes secondaires ou tertiaires comme primaires, par rapport à ces nouveau-nés, et ainsi de suite.

Ce mode d'inflorescence, on le voit, n'est autre chose qu'une *cyme bipare*, dont chacun des axes considéré comme axe primaire par rapport aux autres forme un système, ce que Rœppert et Petri ont appelé un *glomérule*.

Ces faits se passent exactement comme je viens de le dire dans le *Pl. Larpentæ*. Chaque système se compose ordinairement de trois ou sept fleurs, et par suite d'un accroissement très court mais presque égal de tous les axes, on a dans cette plante une cyme contractée. Dans une telle inflorescence, la fleur du centre ou terminant l'axe primaire s'épanouit la première, et ensuite successivement toutes les autres de bas en haut, en évoluant vers le centre.

Mais deux causes différentes : l'avortement et un accroissement intercalaire inégal, viennent modifier beaucoup le résultat final d'un tel mode de développement chez les autres Plombaginacées.

Dans tous les *Plumbago* et les *Vogelia*, tandis qu'un accroissement intercalaire considérable allonge indéfiniment l'axe

primaire sur lequel se développent successivement de bas en haut et dans l'ordre quinconcial des systèmes ou glomérules, l'accroissement des axes de ces systèmes est nul, de telle sorte qu'ils paraissent sessiles. De plus, il y a avortement des axes secondaires et tertiaires de chaque système, de telle sorte que la fleur terminant l'axe primaire du système se développe seule à l'aisselle de la bractée-mère en conservant les deux bractées latérales. Il en résulte, pour l'inflorescence, l'aspect d'un épi dont les fleurs sont solitaires et dont l'épanouissement se fait de bas en haut, la fleur terminant l'inflorescence entière, et en réalité la première apparue, ne se développant que fort lentement. Mais dans tous les cas, on observe que cette fleur est manifestement à un état de développement plus complet que les fleurs immédiatement situées au-dessous d'elle. Il peut même arriver qu'elle s'épanouisse avant celles-ci.

Dans les *Statice*, le scape s'allonge plus ou moins, il est tantôt cylindrique, tantôt pourvu de trois expansions aliformes (1), et il se divise bientôt en plusieurs rameaux dans un ordre faussement dichotomique qui, dans la plupart des cas, donne à l'inflorescence l'aspect d'une panicule. Les axes latéraux du scape se développent suivant le mode que j'ai décrit et très souvent les inférieurs restent stériles. Les supérieurs portent des fleurs disposées en cymes hélicoïdes plus ou moins resserrées. Ici, en effet, l'accroissement intercalaire est inégal pour les axes de différentes générations. L'axe primaire reste très réduit au-dessus du point d'insertion de l'axe secondaire; celui-ci s'accroît davantage jusqu'à ce que lui-même ait produit un axe tertiaire et ainsi de suite, ce qui devrait offrir une dichotomie. Mais il y a en outre un avortement qui porte, alternativement à droite et à gauche, sur un axe latéral secondaire de chaque système, de telle sorte que l'autre axe latéral

(1) P. Acherson (*Subflorale Axen als Flugapparate*, in *Jahrbuch des Koniglichen botanischen Gartens und des botanischen Museums zu Berlin*, Band I, 1881, p. 333) se demande si ces expansions sont destinées à augmenter la surface assimilatrice ou à servir de volant dans la dissémination des fruits. Je pense que ce double but est également visé et atteint.

se développe seul et devient l'axe primaire du système suivant. Il en résulte une cyme hélicoïde dont l'ordre d'épanouissement des fleurs est normal, c'est-à-dire que la fleur de la base, terminant l'axe primaire et apparue la première, se développe d'abord, puis successivement celles des axes secondaire, tertiaire, etc., devenus primaires par rapport à ceux qui les suivent immédiatement. Un fait particulier à noter pour les *Statice*, est le développement considérable que prend la deuxième bractée latérale (*bractea interior* des auteurs), par rapport aux deux autres : première bractée latérale (*bractea intermedia*), et bractée-mère (*bractea exterior vel inferior*).

L'inflorescence en cyme hélicoïde régulière s'observe dans de nombreuses espèces de groupes différents, notamment chez les *Pteroclados*, les *Circinaria*, les espèces voisines de *St. Limonium*, les *St. dichotoma*, *asparagoides*, *cæsia*, *ferulacea*, etc. Dans d'autres, au contraire, telles que *St. suffruticosa*, *axillaris*, *cabulica*, etc., les fleurs sont groupées par glomérules sur les ramifications rigides du scape ; ce sont également des cymes hélicoïdes, mais contractées.

Dans le *Limoniastrum* on a des inflorescences analogues à celles de ces dernières espèces. Ce sont des cymes plus ou moins contractées à l'aisselle des bractées-mères, tout le long du rachis. Mais un fait intéressant à noter, c'est que l'accroissement intercalaire se fait immédiatement au-dessus du point d'insertion de la bractée et de son système. En ce point les tissus restent faibles et mous, en voie d'accroissement, ce qui produit une extrême fragilité de l'axe surtout dans les échantillons secs. C'est pour protéger ce point faible que la bractée-mère entoure complètement le rachis. Cette disposition avait valu le nom d'articulé à l'une des espèces de ce genre (*L. articulatum* Mœnch. id est *L. monopetalum* Boiss.). Comme dans les *Statice* la deuxième bractée latérale ou intermédiaire se développe plus que les autres (1).

(1) Dans le *Limoniastrum Feei* (*Bubania Feei* de Gir.), le rachis étant moins allongé, le type hélicoïde est plus net pour l'inflorescence entière, mais

L'inflorescence des *Acantholimon* diffère également peu de celle des *Statice*. En général les scapes ne sont pas ramifiés : ou bien ils sont très réduits et les fleurs naissent presque sessiles dans la rosette des feuilles radicales comme dans *Ac. diapensioides;* ou bien ils sont assez allongés et les fleurs sont situées sur presque toute leur longueur comme dans *Ac. laxiflorum*. Entre ces deux extrêmes on trouve tous les intermédiaires. Enfin les fleurs peuvent être toutes réunies en une inflorescence serrée au sommet du scape comme dans *Ac. glumaceum*. Les bractées du scape ainsi que celles des inflorescences partielles sont partout plus ou moins marginées. Ces inflorescences partielles sont des cymes hélicoïdes contractées dont le développement est très lent et qui, par suite, ne fournissent jamais plus de deux à trois fleurs pour chacune d'elles. Dans ce genre les bractées extérieures sont souvent colorées et leur éclat est plus grand que celui des fleurs elles-mêmes.

La détermination de la nature exacte de l'inflorescence des *Armeria* a soulevé de nombreuses discussions. F. Petri seul a su découvrir cette nature que ni Ebel, ni Wallroth, ni Boissier n'ont parfaitement connue. Les fleurs dans l'*Armeria* sont réunies au sommet d'un scape, non ramifié et dépourvu de bractées dans toute sa longueur, en une inflorescence capituliforme ordinairement appelée *capitule*. Comme cela a lieu dans le plus grand nombre des *Statice*, les inflorescences partielles les plus inférieures avortent et leurs bractées restant stériles forment le prétendu *involucre* du capitule. L'accroissement du scape se fait juste au-dessous du point d'insertion de la plus inférieure de ces bractées qui s'unissent toutes par leurs bases et émettent en dehors au-dessous d'elles des prolongements qui constituent la *gaine*. Sur une jeune inflorescence, alors qu'elle commence à poindre à l'aisselle d'une des feuilles de la tige, on voit apparaître de petites

un avortement analogue à celui de certains *Plumbago* ayant lieu dans chaque système, la fleur est solitaire au milieu de trois bractées dont l'extérieure est revêtue d'appendices spiniformes et pileux.

saillies dans un ordre circulaire. Je n'ai pu exactement préciser celle qui se montrait la première; ce sont les bractées stériles de l'involucre. Le scape se développe alors et chaque bractée émet, à sa partie inférieure et externe, une petite saillie parenchymateuse qui ne tarde pas à se souder à sa voisine. Leur ensemble forme ainsi une sorte de tube festonné par le bas; dont l'accroissement suit pendant quelque temps celui du scape. Plus tard le bas de la gaine, uniquement formée de tissu cellulaire, se déchire et sèche, tandis qu'elle continue à s'accroître encore par le haut. La nature de cette gaine a été fort controversée; Alph. de Candolle à la suite de G. Ebel la considérait comme les lambeaux d'une espèce de coiffe recouvrant le sommet du scape, déchirée par son accroissement et emportée avec lui (1). Quant à son rôle, il me paraît avoir été parfaitement indiqué par Westermaier (2). Il assimile ce rôle à celui des gaines foliaires chez les Graminées, Cypéracées et quelques autres Dicotylédones : la gaine des *Armeria* enveloppant la partie du scape en voie d'accroissement et par conséquent faible et molle, la protège, l'empêche de ployer. C'est, on le voit, un rôle identique à celui que je viens d'indiquer pour la bractée-mère dans l'inflorescence du *Limoniastrum*.

Quant à la structure même du capitule, je me contenterai, pour la faire connaître, de citer Petri (3) : « Inflorescentia est capitulum cymigerum (*glomerulus* Cosson et Germain; *cyma capituliformis involucrata* Kirschleger), id est compositum e cymis maxime contractis, quas glomera nuncupare liceat; quæ glomera (*triades* Ebel) in axillis bractearum abortivarum, ut supra demonstravi, orta, nihil sunt nisi cymæ helicoides (Bravais, (Schraubeln) *bostryges* Schimper) sympodio

(1) Alph. de Candolle, *Prodr.*, XII, p. 674. Voy. plus haut, p. 7, et cf. F. Petri, *loc. cit.*, p. 5 et sq.

(2) Westermaier, *Ueber die mecanische Bedeutung der von den Involucral-Blättern bei* Armeria *gebildeten Scheide* (*Verhand lungen des botanischen Vereins der Provinz Brandenburg*, 22 Jahrg., 1880).

(3) F. Petri, *loc. cit.*, p. 15.

brevissimo instructæ, quæ iterum componuntur e partibus (*spiculis* Boissier) ad normam cymæ scorpioidæ (Decand., Bravais, (Wickel) *cicinni* Schimper) constructis, eodem modo brevissimum sympodium exhibentes; quas glomerulos nuncupo. »

Comme on le voit, ce type d'inflorescence ne diffère que par la disposition des parties du type général pour les Plombaginacées. Le mode d'épanouissement de ses fleurs est celui que nous connaissons : la fleur terminale de l'inflorescence, apparue la première et située au centre du capitule, s'épanouit la première; puis la fleur terminant la cyme la plus basse et située vers le bord du capitule, puis celle de la troisième cyme apparue, et ainsi de suite en évoluant vers le centre, en anthèse ascendante ou centripète comme l'a dit Petri, et non descendante ou centrifuge comme le pensait Ebel.

En résumé, l'inflorescence de toutes les Plombaginacées, malgré des différences apparentes sensibles, est construite sur le même plan. C'est une inflorescence mixte formée de cymes bipares devenant par avortement cymes hélicoïdes. Ces cymes sont groupées en épis, panicules ou capitules, mais dans tous les cas leur identité se révèle par la présence d'une fleur terminale susceptible de s'épanouir avant les autres. Cette unité de plan est d'autant plus importante à signaler qu'elle ne l'a pas encore été jusqu'ici et qu'elle est un des indices certains de l'étroite parenté de toutes les plantes de cette famille.

§ 2. — Développement de la fleur.

Au moment d'aborder l'étude du développement de la fleur des Plombaginacées, il me paraît nécessaire d'esquisser rapidement l'histoire d'une controverse scientifique que j'espère faire cesser en ce qui regarde la famille que j'étudie. Je veux parler de la théorie du placenta central. Il était bien difficile, étudiant le développement floral des plantes de cette famille,

de ne point effleurer cette question discutée, et je dois déclarer tout de suite que je n'ai cherché à la résoudre ici que pour les Plombaginacées. Je désire donc qu'on n'attribue pas à mes conclusions une portée plus générale qu'elles ne comportent et que je ne saurais admettre moi-même.

Comme on l'a vu plus haut, Mirbel a, le premier, étudié le développement de l'ovule chez l'*Armeria* et aucune de ses observations n'a été reconnue inexacte, aucun fait nouveau n'est venu s'ajouter à ce qu'il avait dit. Or un simple coup d'œil jeté sur ses dessins si remarquables suffit pour convaincre de la nature axile de l'ovule (1).

Cette opinion a été celle d'Auguste de Saint-Hilaire (2) et de Schleiden.

C'est Marius Barnéoud qui le premier émit quelques doutes sur le caractère central du cordon funiculaire en déclarant avoir vu dans l'ovaire de l'*Armeria* souvent deux ovules dont l'un avortait, *et ces ovules naître à l'aisselle d'un carpelle* (3).

(1) Je dois à l'extrême obligeance de M. Baillon, et je le prie d'accepter ici tous mes remercîments, la communication des précieux dessins originaux de Mirbel. J'ai pu ainsi examiner toute la série du développement de l'*Armeria*, dont il n'a figuré que les stades principaux dans les planches qui accompagnent son mémoire sur l'ovule (voy. plus haut, p. 5, en note). Il est impossible, en regardant ces dessins, de douter de l'exactitude des observations de Mirbel. Aussi doit-on s'étonner d'avoir vu des faits aussi évidents niés par des botanistes autorisés.

(2) A. de Saint-Hilaire, *Morphologie végétale* et *Sur les plantes auxquelles on attribue un placenta central libre*, etc. (voy. plus haut, p. 3).

(3) *Loc. cit.*, p. 23. Comme pour ajouter plus de véracité à ce qu'il avance, Barnéoud dit : « Ce qu'il y avait de plus curieux, c'est que le bouchon, découvert dans ce genre par M. de Mirbel, en venant à la rencontre des deux endostomes béants, présentait un commencement de bifurcation à sa pointe. » Sur plus d'une centaine d'ovaires d'*Armeria* que j'ai ouverts, il m'est arrivé une seule fois de rencontrer deux ovules. Cette monstruosité, observée dans un capitule d'*Ar. maritima*, provenant de l'École botanique du Muséum, c'est-à-dire d'un pied cultivé et par conséquent susceptible de déformations organographiques, n'a d'autre intérêt que de paraître tout d'abord confirmer ce qu'a dit Barnéoud. Aussi, je crois bon de la décrire. L'ovaire ouvert m'a laissé voir dans son intérieur deux petits ovules placés dos à dos, le micropyle en dehors et l'un un peu plus élevé que l'autre dans la loge. Ces ovules étaient parfaitement constitués; les raphés se continuaient en deux funicules assez longs et qui

Assurément ce fait était trop important pour qu'il ne fût pas confirmé, et cependant aucun des auteurs qui se sont occupés des Plombaginacées, même de ceux qui avaient le plus d'intérêt à proclamer l'exactitude de cette observation, n'a pu le constater à nouveau. On reconnaît sans peine sous cette assertion au moins hasardée de Barnéoud l'influence de l'opinion qui commençait alors à s'étendre dans la science, au sujet des ovules, à la suite des travaux de R. Brown et de Brongniart.

Dès ce moment en effet deux opinions ont eu cours.

En 1857, Payer (1), faisant l'organogénie de l'*Armeria* et du *Plumbago Larpentæ*, vérifia les observations de Mirbel et considéra comme central le cordon funiculaire portant un seul ovule anatrope, mais orthotrope au début. Il ne rencontra jamais qu'un seul ovule au centre de l'ovaire, terminant l'axe, et par conséquent, suivant sa théorie, de nature axile. MM. Reuter (2) et Eichler (3) ont adopté cette manière de voir.

Il est à remarquer que, dans son mémoire couronné par l'Académie en 1868 (4), M. Van Tieghem ne dit absolument rien du placenta des Plombaginacées. Ses observations n'ont trait qu'à la distribution des faisceaux de la corolle et des étamines, fait sur lequel j'aurai à revenir plus bas. On peut

s'unissaient en un seul cordon placentaire parfaitement libre, attaché au centre de la base de l'ovaire et d'une longueur égale à celle de la loge. Quant à l'obturateur, il était à peine développé; bien que la fleur le fût déjà complètement, et n'offrait aucune bifurcation. Cette disposition, cordon placentaire central, portant deux ovules, est donc tout à fait comparable à ce que l'on observe chez les Santalacées, par exemple; dans tous les cas, elle ne prouve en rien une placentation carpellaire. Ici donc, l'exception semblerait confirmer la règle.

(1) *Traité d'organogénie comparée de la fleur.* Paris, 1857, p. 614, pl. CLIII.

(2) E. Reuter, *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Blüthe* (*Bot. Zeit.*, 1876).

(3) A. W. Eichler, *loc. cit.*, p. 329.

(4) Ph. Van Tieghem, *Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur*, in-4°. Paris, Imprimerie nationale, 1871, p. 13.

regretter qu'un auteur dont l'opinion sur la placentation des Primulacées et la placentation centrale en général est en contradiction formelle avec celle de Payer, ne se soit pas prononcé sur ce sujet.

M. Warming enfin, dans un travail plus récent (1), reconnaît implicitement la faiblesse des arguments invoqués jusqu'ici contre la placentation centrale, puisqu'il juge à propos de s'adresser à une méthode autre que l'organogénie ou l'anatomie pour résoudre cette question : la méthode histogénique. Mais, bien loin d'apporter des preuves en sa faveur, il en fournit à ses adversaires et par la précision avec laquelle il a observé le développement d'un grand nombre d'ovules, ainsi qu'en témoignent ses dessins, et par les restrictions et le doute qui se glissent à chaque instant dans ses conclusions. Il admet la nature centrale de l'ovule des Plombaginacées « dans sa première jeunesse » seulement. « Plus tard, dit-il, comme dans les *Blitum*, il devient excentrique en se recourbant. » Rien n'est plus exact, mais ce recourbement ultérieur ne fait nullement disparaître le caractère originel, *terminal*, de cet ovule. Il semble, en effet, difficile d'admettre pour le même organe deux natures distinctes à deux phases différentes du développement.

Donc, en résumé, aucun auteur n'a apporté de preuves sérieuses contre la théorie de la placentation centrale des Plombaginacées, et les observations de Mirbel, Schleiden, Payer, Reuter, Eichler, restent encore intactes.

Néanmoins l'étude que j'ai faite du développement de plusieurs espèces de Plombaginacées (2) ne m'a pas seulement servi à constater une fois de plus l'exactitude de ces observations, elle m'a également permis d'éclaircir un certain nombre de détails encore obscurs, comme on va le voir.

(1) E. Warming, *De l'ovule* (*Ann. sc. nat.*, 6ᵉ série, V, 1878, p. 177 et sq.).

(2) J'ai étudié le développement dans les espèces suivantes : *Pl. capensis, micrantha, europæa, Larpentæ; Arm. plantaginea, maritima; St. sinuata, Limonium; Ac. glumaceum; L. monopetalum.*

Calice. — Les sépales apparaissent tout d'abord sous forme de petites saillies un peu au-dessous et tout autour du sommet du mamelon floral. Le premier qui apparaît est toujours situé à droite ou à gauche de la bractée antérieure suivant la fleur que l'on considère, sauf une seule exception, le *Pl. Larpentæ*, dans lequel le premier sépale est toujours du côté de l'axe, c'est-à-dire postérieur. Puis apparaissent successivement les autres à très bref intervalle et dans l'ordre quinconcial. Ils forment alors une couronne crénelée autour du sommet et pendant un certain temps ils restent libres. Bientôt l'accroissement intercalaire ne se faisant pas seulement à leur base mais tout autour de l'axe, ils sont soulevés tous ensemble et, à ce moment, paraissent s'être soudés.

Ici doit se placer la description d'une disposition spéciale à l'*Armeria*, je veux parler du *talon* que l'on observe au-dessous du calice de toutes les fleurs de ce genre et qui a fait décrire leur insertion comme oblique. La situation de ce talon est bien définie : il se trouve à la partie postérieure de la fleur, immédiatement au-dessous du sépale postérieur; il est donc opposé à la bractée et à l'axe qui continue l'inflorescence. Il ne se montre que tard après l'apparition des sépales, et, dès qu'il s'est montré, son développement est aussi rapide que celui du calice. Il est formé d'une masse de parenchyme en relation directe avec le parenchyme du sépale postérieur, dont il paraît être un simple prolongement, une gibbosité. Ce qui tend à le prouver, c'est qu'il n'altère en rien la régularité de l'insertion des verticilles floraux sur le réceptacle : en effet, la base interne du calice, l'insertion de la corolle et des étamines sont situées à la circonférence de cercles dont les plans sont parallèles entre eux et parfaitement perpendiculaires à l'axe du réceptacle. Le développement du talon est donc très comparable au développement de la gaine, et il doit probablement son existence à la même tendance de protection du pédicelle dont l'accroissement intercalaire se fait justement au-dessous du point d'insertion du calice. S'il n'existe que d'un seul côté, c'est que son

développement est gêné et arrêté sur les autres côtés par la présence du petit axe floral qui continue la cyme.

Corolle. — A peine les sépales sont-ils tous apparus que, autour du point terminal, en dedans d'eux et alternes avec eux, se montrent en même temps cinq mamelons qui sont les pétales. Dans certaines espèces (*Pl. capensis*, *Ac. glumaceum*, *Arm. plantaginea*) les pétales apparaissent tout d'abord libres; dans d'autres (*Pl. Larpentæ*, *micrantha*, *L. monopetalum*), on voit se découper autour du point central un bourrelet continu circulaire ou légèrement pentagonal, sur lequel un peu plus tard apparaissent cinq saillies alternes avec les sépales. Donc les pétales peuvent naître ou séparés ou unis : dans le premier cas ils ne tardent pas à être soulevés tous ensemble comme les sépales.

Androcée. — En dedans des pétales et en face chacun d'eux, se montrent cinq nouvelles saillies qui sont les étamines (1). Ces organes se développent plus rapidement que les pétales et en quelque temps sont plus gros que ceux-ci, ce qui a pu les faire regarder comme nés avant eux. Dans aucune des nombreuses fleurs des diverses espèces que j'ai examinées, il ne m'a été possible de trouver ce verticille surnuméraire d'étamines alternes avec les pétales que Barnéoud dit avoir vu (2). Du reste, ni Payer, ni Eichler, pas plus que moi, ne l'ont observé; Barnéoud a donc été induit en erreur.

Gynécée. — En dernier lieu, autour du point central se découpe un bourrelet circulaire sur lequel on observe au bout de quelque temps cinq saillies alternes avec les étamines. C'est le pistil avec ses cinq carpelles. Dans l'espèce de soucoupe crénelée qu'il forme, l'extrémité de l'axe est soulevée par un ac-

(1) Les étamines sont biloculaires, introrses, à déhiscence longitudinale. Le pollen elliptique présente trois plis dans le sens du grand axe, et de très fines granulations à sa surface.

(2) *Loc. cit.*, p. 20.

croissement intercalaire lent, et un bourrelet très net se forme à peu près à égale distance de son sommet et de sa base (*L. monopetalum*). L'accroissement continue au-dessous de ce bourrelet et la partie supérieure s'infléchit légèrement. Dans *Arm. plantaginea*, cet infléchissement se produit au moment même de l'apparition du bourrelet, ce qui le rend sensible du côté convexe seulement. Tel est le premier développement de l'ovule dans toute la famille; le bourrelet constitue l'enveloppe interne; l'extrémité même de l'axe, le nucelle. Au-dessous de l'enveloppe interne apparaît un second bourrelet, origine de l'enveloppe externe, laquelle contracte adhérence avec le funicule, qui s'allonge rapidement. L'ovule est anatrope et son micropyle tourné vers la base de l'ovaire; mais, par suite de l'allongement du funicule qui se courbe encore, l'ovule se redresse et porte son micropyle vers le sommet de l'ovaire.

Pendant ce temps, les enveloppes florales ont achevé leur développement. Le calice, parfaitement gamosépale, a rejoint les extrémités de ses sépales en préfloraison valvaire, avec un pli, soit en dedans (*Pl. capensis*), soit en dehors (*Armeria*, *Statice*). La corolle s'est également développée, mais l'union des pétales qui est à peu près complète dans les *Plumbago* et *Limoniastrum*, est incomplète dans *Armeria*, *Statice* et *Acantholimon*, et dans ce cas ils peuvent être unis par la base seulement ou bien jusqu'au milieu de leur hauteur. La préfloraison de cette corolle gamopétale est contournée ou tordue alternativement à droite et à gauche pour les fleurs de la même inflorescence. Les étamines dès leur apparition sont concrescentes avec la corolle et restent plus ou moins unies avec elle par leur filet (1). Les carpelles, libres par leur som-

(1) Payer n'a certainement eu en vue que le *Pl. europæa*, lorsqu'il dit (*Leçons sur les familles naturelles des plantes*, Paris, 1872, p. 12) que, dans le genre *Plumbago*, les étamines sont « insérées sur une sorte de disque hypogyne tout à fait indépendant de la corolle ». Partout, même dans le *Pl. europæa*, les étamines se montrent adhérentes par leur base à la corolle tant que les nectaires, que je signale ci-dessous, ne sont pas développés. Après l'appari-

met, soudés par leur partie inférieure, se rejoignent au-dessus du jeune ovule pour clore l'ovaire. Le point par lequel ils se mettent en contact, formé de tissu en voie de division, devient le siège d'un actif développement de cellules qui, se collant les unes contre les autres, ferment la cavité ovarienne tout en soudant les cinq carpelles ensemble (1). En même temps ce méristème développe à l'intérieur de l'ovaire une saillie cylindrique terminée par un petit cône plus ou moins surbaissé, c'est l'obturateur qui s'avance dans l'ovaire juste au moment où l'ovule vient de se redresser dans la situation que j'ai décrite. L'obturateur bouche alors le micropyle constitué par l'enveloppe interne seulement. L'enveloppe externe ne recouvre complètement l'ovule qu'après la fécondation.

Lorsque tous ces organes sont entièrement développés et quelque temps avant l'épanouissement de la fleur, on voit se produire à la base des étamines, dans la portion où elles sont adhérentes à la corolle, un renflement dont les cellules sont sécrétrices d'un liquide jaunâtre, légèrement sucré, apparaissant sous forme d'une gouttelette brillante. Ces cinq nectaires existent dans toutes les fleurs, où ils sont plus ou moins développés.

Lorsque la fécondation a eu lieu, la corolle se flétrit de suite, mais ne tombe pas. Dans les *Statice* et *Armeria* elle se replie en dedans par-dessus les styles, recouvrant l'ovaire au fond du calice; dans les *Plumbago* et *Vogelia*, en se flétrissant elle se tord en tire-bouchon en dehors du calice. Dans ce cas les lobes du calice s'accroissent et se resserrent à leur extrémité, enfermant complètement l'ovaire. Dans les *Statice*, le calice parfaitement gamosépale ne se referme pas, devient

tion de ces nectaires à la face interne de la corolle et par suite de leur développement quelquefois excessif, il arrive que les étamines *paraissent* libres, ainsi qu'on peut l'observer dans le *Pl. europæa.*

(1) L'extrémité des carpelles s'allonge pour former les styles, qui sont : libres et papilleux dans l'*Armeria;* cylindriques ou capités dans les *Statice;* soudés jusqu'à la moitié de leur hauteur et cylindriques dans le *Limoniastrum;* soudés dans presque toute leur étendue et barbelés dans leur partie libre chez le *Plumbago.*

membraneux, se dessèche et figure assez bien un volant à jouer au fond duquel est le fruit.

Ce fruit est, à proprement parler, un achaine (1). L'ovaire en effet se dessèche; ses cellules épidermiques se remplissent d'air en mourant, ce qui leur donne un aspect brillant et velouté; son épaisseur est très faible dans la partie inférieure; sa forme est ordinairement prismatique pentagonale dans tout ou partie de sa longueur. La déhiscence de cet achaine est très irrégulière et se fait seulement au moment de la germination. Elle a lieu le plus souvent vers le sommet par fentes longitudinales, laissant passer la radicule, et alors la base du fruit et le calice se trouvent soulevés par les cotylédons (*Armeria*, *Statice*, *Acantholimon*), ou bien (*Plumbago*) elle a lieu circulairement un peu au-dessus de la base de l'achaine, dans sa partie faible, et la partie supérieure, en se détachant, se divise plus ou moins régulièrement en cinq lambeaux.

A l'intérieur de ce fruit, la graine se présente avec la structure décrite plus loin.

§ 3. — Structure de la fleur et du fruit.

On a vu que dans les *Statice*, *Limoniastrum*, *Acantholimon*, la bractée enveloppant un système d'inflorescence (*bractea exterior*) est souvent très épaisse et rigide. Elle est revêtue extérieurement sur ses deux faces d'un épiderme à cuticule épaisse, débordant les tissus internes et constituant la marge scarieuse comme dans les feuilles de *Statice*. Sous l'épiderme, du côté externe, existe un tissu parenchymateux de quatre à cinq assises de cellules à chlorophylle. En dedans de cette couche, on en trouve une seconde uniquement formée de fibres tapissant toute la surface interne. Ces fibres sont peu épaissies dans *St. sinuata*, par exemple, au contraire, très scléreuses dans *St. Limonium* et *Limoniastrum*. Les bractées,

(1) *Capsula achœnoides* Petermann, *calyx* R. Br., *capsula* Auct., *perigonium externum* DC., *alabaster* Wallroth, *utriculus* Ehel et Boissier.

suivant leur place, peuvent avoir une nervure médiane ou trois nervures formées par un faisceau libéro-ligneux normalement constitué, situé entre les deux tissus parenchymateux et scléreux et complètement entouré de fibres.

Dans les *Plumbago*, les bractées ne présentent pas de tissus scléreux, elles sont de simples feuilles modifiées avec un mésophylle entièrement parenchymateux.

Pédicelle. — Il est constitué par une masse de parenchyme homogène, dont les cellules épidermiques ne sont point nettement différenciées. Au centre, cinq faisceaux vasculaires distants les uns des autres avec une moelle au centre. Chaque faisceau, normalement constitué, ne compte qu'un très petit nombre de vaisseaux ligneux.

Calice. — Dans toutes les espèces à bractées pourvues d'un revêtement scléreux, le calice se présente avec une structure parenchymateuse. On ne trouve de fibres sclérifiées qu'autour des faisceaux vasculaires des nervures principales. La partie membraneuse, chez les *Statice* et *Armeria*, est constituée par les deux épidermes des faces interne et externe accolés; quelquefois on trouve une assise de cellules interposée.

Chez les *Plumbago*, où il n'existe pas de bractées scléreuses, le calice est lui-même pourvu d'un appareil de soutien, qui en fait ainsi un organe protecteur des parties internes de la fleur. Chez ces plantes, le calice est constitué par trois couches de tissus différents. Sur les deux faces externe et interne, il existe un épiderme à cuticule épaisse et dont les cellules se développent extérieurement en poils unicellulés ou pluricellulés (voy. plus haut, p. 54). Sous cet épiderme, du côté externe, se trouve une couche composée de deux à trois assises de cellules à parois molles et contenant du protoplasma. Vient ensuite une couche moyenne de fibres très allongées, disposées sur trois à cinq rangs, de section polygonale et existant dans toute l'étendue du calice. Enfin vers la face interne, se trouve la troisième couche, formée de cellules allongées, rameuses,

de diamètre étroit, contenant du protoplasma et de nombreux noyaux et laissant entre elles de larges et nombreux vides (fig. 61, pl. V). C'est dans la couche de fibres qu'on trouve les faisceaux vasculaires, dont cinq principaux constituent les nervures médianes des sépales, cinq autres occupent les lignes suturales. Entre ces faisceaux, on en trouve quelquefois de petits, intermédiaires (fig. 61 et 62, pl. V).

Corolle et androcée. — La corolle se présente partout parenchymateuse, pourvue sur ses deux faces d'un épiderme à stomates. Le parenchyme intermédiaire est formé de trois assises de cellules, dont quelques-unes, disposées en files, contiennent un produit jaunâtre de sécrétion. Les faisceaux vasculaires qui, au nombre de cinq, quittent le réceptacle au point d'insertion de la corolle, se bifurquent à quelque distance de ce point d'insertion. Le rameau externe monte dans la corolle et devient le faisceau médian d'un pétale, le rameau interne pénètre dans l'étamine. C'est ce que M. Van Tieghem avait déjà démontré (1), c'est la confirmation de l'opinion des botanistes qui ont admis l'analogie de la corolle des Plombaginacées avec celle des Primulacées, par suite de l'épipétalie et de l'adhérence des étamines à la corolle.

Gynécée. — L'ovaire est également formé de tissu parenchymateux avec cinq faisceaux vasculaires constituant les nervures médianes des carpelles. Il n'y a pas trace de faisceaux intermédiaires ou de suture. Ces cinq faisceaux se détachent nettement au même point des cinq faisceaux du réceptacle ou axe. Au-dessus de ce nœud, les vaisseaux du réceptacle continuent leur course et pénètrent dans le cordon placentaire ou funicule de l'ovule. Des coupes longitudinales à travers des fleurs de *Plumbago*, notamment de *Pl. zeylanica*, *rosea*, montrent avec la plus grande netteté la marche des faisceaux. Or je n'ai jamais pu observer sur de nombreuses

(1) *Loc. cit.*, p. 13, fig. 9-12.

coupes de fleurs de différents âges et de différentes espèces, l'union du faisceau placentaire avec un seul des faisceaux de l'ovaire, comme l'union des faisceaux de la corolle avec ceux des étamines.

Telle est dans toute sa simplicité la disposition des parties du gynécée. Je ne saurais trop appeler l'attention sur l'importance de cette structure : elle vient en effet confirmer ce qu'avait démontré l'étude organogénique, à savoir : la nature centrale axile du cordon placentaire et de l'ovule. Je dois enfin faire remarquer que cette structure n'a encore été indiquée par personne. Les arguments contraires à l'opinion de la placentation centrale ont été, jusqu'ici, seulement tirés de l'étude morphologique. Il m'est donc permis de considérer comme résolue, quant aux Plombaginacées, je le répète, la question du placenta central.

Graine. — Lorsque l'ovule a été fécondé, le tégument externe qui, dans la plupart des cas, laisse saillir l'enveloppe interne, achève de se développer et de recouvrir complètement l'ovule. Pendant que l'embryon commence son développement, le sac embryonnaire s'agrandit aux dépens des cellules du nucelle, tandis qu'il se forme de l'amidon dans son intérieur.

La forme extérieure de la graine présente quelques variations suivant les différents genres. Les graines de *Plumbago* sont généralement plus grosses que celles des autres genres, elles sont ovoïdes avec l'extrémité supérieure (côté du micropyle) plus ou moins pointue. Le funicule n'est pas adhérent et le raphé se détache en ligne noirâtre sur le rouge brun de la graine. Toute la surface est sillonnée de rides longitudinales de l'épiderme. Dans les autres genres, les graines sont moins grosses, plus allongées et sensiblement aplaties dans le sens longitudinal. L'extrémité supérieure est toujours plus pointue que l'extrémité inférieure (opposée au micropyle). Le funicule ne se détache pas au hile, il se brise à son point d'attache avec l'ovaire et il reste adhérent à la graine. Le raphé est marqué

par une ligne noire. La couleur générale est moins foncée que dans les *Plumbago*, cela tient à la transparence des téguments. La surface est très finement ridée longitudinalement.

Dans cette graine, l'embryon est toujours droit, la radicule supère. Dans les *Plumbago*, *Pl. europæa* par exemple, les cotylédons sont aussi larges que longs, et la radicule conique est presque égale à la moitié de la longueur totale de l'embryon. La gemmule est, au contraire, très petite. Dans les *Statice* et *Armeria* (*St. Thouini*, *Limonium*, *Arm. plantaginæa*), les cotylédons sont plus longs que larges et la radicule conique est très courte (environ 1/6 ou 1/8 de la longueur totale de l'embryon). La gemmule, très petite, est bifurquée.

Partout l'embryon situé au centre de la graine en occupe toute la longueur. Les cotylédons albumineux sont appliqués l'un contre l'autre, occupant toute la largeur de la graine. L'albumen, farineux, est situé de chaque côté de l'embryon, entre la face externe de chaque cotylédon et le tégument (fig. 63, pl. V).

Le tégument de la graine est formé de trois couches distinctes de cellules, facilement discernables sur une section transversale. La couche externe est formée d'une seule assise de cellules généralement grandes, surtout dans les *Plumbago*, et revêtues en dehors d'une cuticule épaisse. Elle provient de l'assise externe de l'enveloppe externe de l'ovule. En général, cette assise est incolore, quelquefois (*Plumbago*, *Statice*) la cuticule est très légèrement teintée en brun. Sous cette assise externe, on trouve une couche formée, dans le *Pl. europæa*, de deux ou trois assises de cellules, dans *St. Bonduellii*, *Arm. plantaginæa*, d'une seule (fig. 63 et 64, pl. V). Les parois de ces cellules sont assez épaisses et fortement colorées, ainsi que leur contenu, en brun quelquefois rougeâtre : c'est la couche colorante. Cette couche provient de l'assise interne de l'enveloppe externe ; donc cette enveloppe se trouve réduite dans la graine à ses deux assises externe et interne. La couche de cellules intermédiaires disparaît, mais il est néanmoins possible de se rendre compte de son existence antérieure et par

conséquent de préciser l'origine de la couche colorée, en traitant la graine par une dissolution de potasse, d'après le procédé de M. J. Poisson, qui a bien voulu m'aider de ses précieux conseils pour l'étude de la graine si bien connue de lui.

Au-dessous de la couche colorée, vient la couche interne, ormée de cellules à parois minces, incolores, sans contenu rotoplasmique et très souvent comprimées, provenant de l'enveloppe interne de l'ovule. La disparition partielle de l'enveloppe interne permet donc de considérer la graine des Plombaginacées comme pourvue d'un seul tégument.

Sous le tégument, aux deux faces de l'embryon, se trouve l'albumen formé de grandes cellules polyédriques renfermant de nombreux grains d'amidon. La forme de ces grains est plus ou moins ovoïde, sans couches concentriques apparentes, avec une cavité irrégulière au centre. L'albumen est souvent très réduit chez un certain nombre de graines de *Statice Limonium;* il n'apparaît plus alors que comme une couche extrêmement mince contre la face interne du tégument.

Les cotylédons, en coupe transversale, se montrent enveloppés d'une couche épidermique de cellules petites, à contenu purement protoplasmique. Le parenchyme est, au contraire, formé de grandes cellules à gros noyau. Trois faisceaux vasculaires principaux parcourent les cotylédons : un médian, deux latéraux plus petits. Ces faisceaux, en se dédoublant, en fournissent d'autres plus petits et situés dans le même plan, parallèle aux deux faces du cotylédon.

Les graines de Plombaginacées mettent environ de quatorze à vingt jours pour germer, et les cotylédons se couvrent de stomates et d'organes de Licopoli dès qu'ils sont parvenus à la lumière.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE SYNTHÉTIQUE

CHAPITRE I. — RÉSULTATS FOURNIS PAR L'ÉTUDE ANALYTIQUE

§ 1er. — Établissement des caractères.

Ce qui frappe au premier abord dans la structure des Plombaginacées, c'est la distinction nette entre deux types représentés l'un par le genre *Plumbago*, dont la tige renferme toujours une zone corticale, une zone continue de fibres sclé-reuses et des vaisseaux ligneux disposés en fer à cheval; l'autre par le genre *Statice*, dont la tige privée de zone corticale renferme des faisceaux isolés de fibres dans la zone libérienne et la moelle, et des vaisseaux ligneux en files radiales.

A ce premier caractère vient s'ajouter la disposition des faisceaux libéro-ligneux dans la feuille : dans les *Plumbago* ils forment une nervation pennée; dans les *Statice*, une nervation parallèle.

Mais ces caractères différentiels de groupes ne sont que des caractères d'adaptation qui ne sauraient en masquer d'autres purement héréditaires ou devenus tels. La valeur de ces derniers est autrement considérable que celle des premiers, car elle nous révèle la communauté d'origine, l'étroite parenté de tous les membres de cette famille. Tels sont les quatre faisceaux vasculaires primaires de la tige ou de la racine; une marche identique dans le développement de la structure; l'aptitude sécrétrice de toutes les cellules du parenchyme et surtout la présence des organes de Licopoli dans l'épiderme de toutes les espèces sans exception.

Tels sont les résultats généraux fournis par l'étude anatomique. Peut-on se servir des caractères tirés de cette étude

pour une détermination générique? D'une façon absolue, je ne le pense pas.

En effet, c'est moins l'existence et la forme des éléments que leur disposition, qui constitue pour les plantes de cette famille une distinction entre les différents genres. Or cette disposition peut se retrouver avec de légères variations dans un certain nombre d'espèces ou de genres voisins, influencés par des milieux analogues.

Ainsi, entre la structure des *Armeria* et des *Acantholimon*, on ne saurait trouver de caractère distinctif absolu. L'absence complète de fibres scléreuses dans le parenchyme des *Acantholimon* ne peut servir à les distinguer des *Armeria*, dont un certain nombre d'espèces ne présentent pas non plus de fibres. Dans les deux cas, on a un bois divisé en plusieurs massifs avec vaisseaux en files, parenchyme bifacial dans les feuilles, etc. Cependant ces deux genres sont très différenciés au point de vue de l'organisation externe.

De même, les *Ceratostigma*, *Vogelia* et *Plumbago* se montrent avec une structure presque identique : la présence, non constante, de cellules scléreuses dans l'écorce des *Vogelia*, est le seul caractère distinctif de ce genre.

La structure des *Statice* est identique, d'une part, à celle des *Armeria* et *Acantholimon;* d'autre part, à celle des *Limoniastrum*. Ce n'est pas le parenchyme bifacial des feuilles de ces trois derniers genres qui peut les caractériser, car dans les *Statice* plusieurs espèces présentent cette disposition. Dans la moelle des *Limoniastrum* on ne trouve pas de fibres scléreuses, mais on n'en trouve pas non plus dans certaines espèces de *Statice*.

Seul le genre *Ægialitis*, par la présence d'une zone fibreuse continue, la disposition de ses faisceaux ligneux et surtout par la présence de fibres ramifiées dans tout le parenchyme, offre une structure bien différenciée, qui lui assigne une situation intermédiaire entre le type *Plumbago* et le type *Statice*.

Mais, si tous seuls les caractères tirés de la structure ne peuvent suffire pour déterminer sûrement les genres, ils four-

nissent un précieux concours à la détermination par les caractères tirés de la forme extérieure des organes.

Le résultat le plus frappant de l'étude morphologique externe est la constatation de l'uniformité constante, originelle de l'organisation florale dans toute la famille. J'ai, en effet, montré que, malgré des différences apparentes, l'inflorescence est partout construite sur le même plan; le développement floral est également partout identique, il en est de même de la structure de l'ovaire et de la graine. A ce point de vue donc, la famille se présente avec une remarquable et étroite liaison de tous ses membres, et l'on est obligé de recourir à des caractères de moindre importance pour établir entre eux quelque distinction.

Ainsi, eu égard au port de la plante, à la plus ou moins grande union des parties de la corolle, aux modifications du type de l'inflorescence, on a pu, depuis longtemps déjà, diviser les Plombaginacées en deux tribus suffisamment distinctes: les *Plumbagées* et les *Staticées*. Il n'est pas sans intérêt de faire remarquer que nous venons d'être conduits à la même division par l'étude seule de la structure.

Ainsi encore, ce sont de légères modifications du plan général d'organisation externe qui servent de caractères génériques. Mais leur netteté, leur constance dans des groupes déterminés d'espèces, ne laissent aucun doute sur leur haute valeur taxonomique. Jusqu'ici ces caractères ont seuls servi de fondement aux travaux de classification.

L'étude de l'organisation florale nous montre cependant que tous n'ont pas la même importance et que certains ont été mal connus. Ainsi la nature de l'inflorescence, identique pour toutes les Plombaginacées, peut fournir des caractères secondaires par ses modifications. De même, on a considéré jusqu'ici les étamines comme tantôt parfaitement adhérentes à la corolle, tantôt parfaitement libres. J'ai montré que partout elles étaient adhérentes au moins à la base de la corolle et dans les premiers temps du développement. Donc, ce caractère, considéré comme l'un des principaux caractères

génériques, n'a plus de valeur, et nous sommes obligé de recourir à un autre. La disposition des styles, la forme des stigmates fournissent des caractères plus nets. Joints à ceux tirés, dans un cas, de la corolle, dans l'autre, du calice, ils suffisent à différencier tous les genres. Ces derniers caractères devront donc obtenir la prééminence sur les autres.

En résumé, l'établissement des genres dans cette famille peut résulter de la concordance la plus exacte des caractères morphologiques et des caractères anatomiques. Cette méthode, assurément l'une des plus naturelles, a l'avantage de ne laisser de côté aucun facteur important.

§ 2. — Caractères de la famille.

Les considérations précédentes ont déjà mis en relief les principaux caractères des Plombaginacées et indiqué ceux qui peuvent servir à distinguer la famille dans une classification naturelle. Ils peuvent, on vient de le voir, être tirés de la structure interne ou de la morphologie externe et se divisent en deux groupes :

1° *Caractères essentiels.* — A. Dans toutes les plantes de la famille les fleurs sont pentamères, gamopétales; les étamines, en nombre égal aux divisions de la corolle, sont situées en face de ces divisions; l'ovaire uniloculaire est uniovulé; le placenta central libre, filiforme et recourbé, supporte un ovule anatrope à deux enveloppes, à micropyle dirigé en haut et en dedans; l'embryon est droit à radicule supère, à deux cotylédons entourés d'un albumen farineux.

B. Toutes les Plombaginacées sont pourvues d'organes de Licopoli, les cellules du parenchyme de la tige et de la racine ont une aptitude sécrétrice prononcée.

2° *Caractères secondaires.* — A. Feuilles alternes et engainantes sans stipules; tiges herbacées, striées ou cannelées; scape ramifié ou non; inflorescences en cymes; fleurs toujours

pourvues au moins d'une bractée à la base; étamines dorsifixes, biloculaires, introrses, pourvues d'un nectaire à la base du filet; cinq stigmates; achaine membraneux à déhiscence transversale ou longitudinale; graine oblongue pendue au funicule; enveloppes florales marcescentes entourant le fruit.

B. Fibres ligneuses dans la zone libérienne en anneau continu ou en paquets isolés; mode d'épaississement des fibres scléreuses et forme quelquefois ramifiée de ces fibres; disposition des vaisseaux ligneux soit en fer à cheval, soit en files radiales, et dans ce dernier cas, bois en massifs disjoints; épiderme à cuticule épaisse et à poils unicellulaires simples; parenchyme quelquefois bifacial dans la feuille; bractées ou sépales à revêtement quelquefois scléreux du côté de la face interne ou supérieure.

§ 3. — Caractères des tribus et des genres.

La famille des Plombaginacées peut tout d'abord se diviser en deux tribus aussi distinctes par leurs caractères morphologiques externes que par leurs caractères anatomiques. Les anciens botanistes avaient même poussé plus loin qu'il ne convient la distinction à établir entre ces deux groupes, puisque nous avons vu, par exemple, Tournefort, et après lui Adanson, ranger d'un côté les *Plumbago*, de l'autre les *Statice*, dans deux familles différentes. En formant son ordre des *Plumbagines*, Dentelaires, A. L. de Jussieu admit deux genres seulement : *Plumbago* et *Statice*.

C'est Bartling (1) qui le premier proposa la division de la famille en *Plumbaginea genuina* et *Staticea*, avec les genres *Plumbago* L., et *Vogelia* Lamk pour la première tribu, *Ægialitis* R. Br., *Statice* L., et *Armeria* Willd., pour la seconde. Cette division a depuis été adoptée par tous les auteurs : Endlicher, Jaubert et Spach, Boissier, Bentham et Hooker, et on vient de voir qu'elle est parfaitement justifiée.

(1) Th. Bartling, *Ordines nat. plant.*, *Ordo* 48, p. 126.

Les caractères de ces deux tribus sont les suivants :

Staticeæ : plantes souvent acaules ou à tiges non sarmenteuses; corolle à pétales généralement libres jusqu'à la base; étamines soudées dans une partie de leur longueur avec les pétales; styles toujours libres au moins dans leur moitié supérieure; — au point de vue anatomique : fibres scléreuses formant des faisceaux distincts dans la zone libérienne et la moelle, parenchyme foliaire quelquefois bifacial.

Plumbageæ : tiges ordinairement sarmenteuses, cannelées; corolle à pétales toujours soudées en tube; étamines soudées à la base seulement de la corolle; un seul style quinquifide au sommet; — au point de vue anatomique : fibres scléreuses formant un anneau continu dans la zone libérienne; jamais de parenchyme foliaire bifacial.

Dans la première tribu, aux trois genres admis par Bartling, Mœnch (1) en ajouta un quatrième formé du *Statice monopetala* L., sous le nom de *Limoniastrum articulatum* Mœnch. Puis Boissier, dans le *Prodrome*, créa le genre *Goniolimon* et le genre *Acantholimon*, formé en partie du sous-genre *Armeriastrum* de Jaubert et Spach. Donc pour Boissier, la tribu *Staticeæ* comprenait six genres.

Bentham et Hooker ne conservent pas le genre *Goniolimon* Boiss., qu'ils réunissent aux *Statice*. Cette réunion est parfaitement justifiée. En effet, les *Goniolimon* ne diffèrent des *Statice* que par leur port et leurs stigmates capités. Cette dernière distinction n'a aucune valeur, certaines espèces de vraies *Statice* (*St. purpurea*, *rosea*) ayant des stigmates aussi nettement capités. De plus, rien dans la structure ne permet de les séparer. En effet, les espèces *St. tatarica*, *speciosa*, *elata*, *callicoma*, qui faisaient, pour Boissier, partie des *Goniolimon*, ne nous ont présenté aucune particularité anatomique indiquant un genre distinctif du genre *Statice*. Je maintiendrai donc la réunion opérée par Bentham et Hooker.

Bien faibles sont les caractères distinctifs des *Statice* et des

(1) Mœnch, *Methodus*.

Acantholimon, mais je ne pense pas qu'on puisse réunir ces deux genres malgré quelques types de passages existant entre eux, tels *St. Kaufmaniana* Regel, qui a ses stigmates capités et ses feuilles acéreuses, tandis que *Ac. setiferum* Bge a des feuilles planes et acéreuses à l'extrémité. Mais au point de vue anatomique, les deux genres sont parfaitement distincts. On ne trouve aucun élément scléreux dans la zone libérienne ou la moelle des *Acantholimon*, et leur bois est toujours formé de plusieurs parties disjointes et de zones concentriques d'accroissement, ce que l'on n'observe pas chez les *Statice*. Ces deux genres doivent donc être maintenus.

La différence entre les *Statice* et les *Ægialitis* R. Br. est également faible au point de vue organographique; mais l'anatomie nous a révélé des particularités trop spéciales chez l'*Ægialitis* pour qu'on puisse confondre les deux genres.

Quant au genre *Armeria* Willd. ses caractères floraux et anatomiques pourraient être aussi faibles que possible; il est suffisamment caractérisé par la présence d'une gaine à la base de l'inflorescence et d'un talon à la base du calice.

Enfin, le genre *Limoniastrum* Mœnch se distingue nettement des précédents par la réunion des pétales en une corolle tubuleuse, et par ses styles unis jusqu'à la moitié de leur hauteur. Ces caractères, joints à ceux tirés du port et de la nature ligneuse des tiges, en font un genre intermédiaire entre les *Staticeæ* et les *Plumbageæ*.

De Girard (1) avait fait d'une plante récoltée en Algérie par Fée un genre nouveau sous le nom de *Bubania Feei* de Gir., voisin du *Limoniastrum*. Les caractères différentiels de ce genre résidaient surtout dans la disposition des inflorescences et la forme des bractées florales pubescentes et pourvues de longs appendices spiniformes. Bentham et Hooker n'ont pas cru devoir maintenir ce genre, et je ferai comme eux; rien,

(1) *Mém. Acad. sc. Montpellier*, 1848, et *Atlas de la flore d'Algérie*, pl. LXVIII.

en effet, dans les parties ou la forme des organes floraux et dans la structure, ne fournit de caractères distinctifs pouvant corroborer les deux précédents. Le *Bubania Feei* de Gir., ou mieux *Limoniastrum Feei*, doit être considéré comme un simple type de sous-genre.

La tribu des *Staticeæ* comprendra donc cinq genres plus ou moins voisins les uns des autres et de ceux de la seconde tribu. Le passage aux *Plumbageæ* se fait, en effet, par les *Limoniastrum*, et aussi *Ægialitis* pour l'organisation anatomique.

Dans cette seconde tribu, Bartling admettait deux genres : *Plumbago* et *Vogelia*.

En 1832, Al. Bunge (1) forma, sous le nom de *Ceratostigma plumbaginoides* Bge, un genre nouveau d'une plante récoltée aux environs de Pékin. En 1837, Lindley (2) décrivit et figura la même plante sous le nom de *Plumbago Larpentæ* Lindl. ; enfin, en 1842, Hochsteter (3) décrivit, sous le nom de *Valoradia abyssinica* Hochst., une espèce voisine du *Ceratostigma plumbaginoides* Bge.

Trois noms ont donc été successivement attribués à des plantes très certainement de ce même genre, que Boissier, dans le *Prodrome*, appela *Valoradia*, malgré la priorité du nom de Bunge. Bentham et Hooker, du reste, lui ont restitué le nom de *Ceratostigma*.

On a vu plus haut que rien, dans la structure du *C. Plumbaginoides* (*Pl. Larpentæ*), ne pouvait servir à le différencier d'un *Plumbago*, si ce n'est la disposition du parenchyme foliaire. Au point de vue de l'organisation florale, on ne trouve pas non plus de caractère différentiel important ; la seule distinction invoquée par Bentham et Hooker est la présence de poils glanduleux sur le calice des *Plumbago*, leur absence sur

(1) *Enumeratio plant. quas in China boreali collegit* Dr A. Bunge, an. 1831, p. 53.

(2) *Gard. Chronicle*, 1837, p. 737.

(3) In *Flora*, 1842, vol. II, p. 239 (voy. du reste pour cette synonymie, l'article de M. J. E. Planchon, *Flore des serres et des jardins*, V, p. 532, *b*).

celui des *Ceratostigma*. On avouera que ce caractère n'est pas suffisant pour distinguer deux genres, lorsque rien autre chose ne vient le confirmer. Je proposerai donc de joindre les *Ceratostigma* aux *Plumbago* et de restituer au *C. Plumbaginoides* le nom de *Pl. Larpentæ* Lindley (1).

Les *Plumbago* et *Vogelia* Lamk ne présentent pas non plus de caractères anatomiques distinctifs, mais leur organisation florale en présente de suffisants pour les maintenir dis-

(1) Je crois devoir mettre ici en regard les caractères des deux genres tels qu'ils sont indiqués par Bentham et Hooker, pour que l'on se rende bien compte de la difficulté qu'il y a à trouver des différences entre eux.

PLUMBAGO.

Calyx tubulosus, glandulosus, *apice* 5 *fidus*, inter costas 5 latas v. ad margines *loborum anguste* hyalinus, lobis dentisve brevibus *erectis*. — *Corolla hypocrateriformis, tubo tenui, limbo patente lato v. brevissimo, lobis* 5 æqualibus v. vix inequalibus integris. — Stamina a corolla libera, *filamentis filiformibus* ima basi dilatatis quasi squammulæ impositis; *antheræ oblongo-lineares*. — Ovarium apice attenuatum; *stylus terminalis, filiformis, apice in ramos* 5 *introrsum a basi v. fere a basi stigmatosos divisus*. — *Capsula* membranacea, *prope basin demum circumscissa*, parte decidua sæpe *in valvas* 5 *a basi ad apicem fissili*. — *Albumen parcum*. — *Herbæ perennes interdum suffrutescentes* v. rarius annuæ, ramis virgatis v. subscandentibus ramosis, in una specie aphyllis scopariis. — *Folia modo adsint alterna*, auriculato-amplexicaulia v. petiolo basi amplexicauli dilatato v. nudo donata. — *Flores ad apices ramorum spicati*, bracteis bracteolisque calyce brevioribus nunc minimis.

CERATOSTIGMA.

Calyx tubulosus, eglandulosus, *alte* 5 *fidus*, basi 10 nervis, *lobis angustis strictis* conniventibus 3 nervibus, sinubus haud dilatatis. — *Corolla hypocrateriformis, tubo longo tenui, limbo patente, lobis* 5 *obovatis* latisve obtusis v. retusis. — Stamina tubo corollæ ad medium adnata, *filamentis filiformibus; antheræ oblongo-lineares*. — Ovarium 5 gonum, apice conicum; *stylus terminalis, filiformis, apice in ramos* 5 *introrsum* papillis prominentibus v. stipitatis *a basi stigmatosos divisus*. — *Capsula* calice inclusa, ima basi circumscissa, *in valvas* 5 *a basi apicem versus fissilis*. — *Albumen parcum*. — *Herbæ* diffusæ *perennes, v. basi frutescentes, v. frutices* divaricato ramosi, villosi, v. glabrati. — *Folia alterna*, obovata v. lanceolata, plus minus setoso ciliata. — *Flores ad apices ramorum* dense capitato *spicati* singuli basi bracteolis complicatis inclusi intra bracteam subtensam brevem, sessiles, capitulo bracteis paucis brevibus vacuis cincto.

tincts. La forme si spéciale du calice des *Vogelia*, leur style pourvu de poils à la base suffisent, je crois, à les distinguer nettement des *Plumbago*, dont ils sont cependant très voisins.

Donc, la seconde tribu ne comprendra que deux genres.

CONSPECTUS GENERUM

STATICEÆ. Styli 5,	omnino liberi; petala imâ basi connata et cum staminibus cohærentia	Stigmata spathulata		*Ægialitis.*
		Stigmata cylindrica	glabra; inflorescentia ramosa	*Statice.*
			pilosa; inflorescentia capituliformis; vagina	*Armeria.*
	ad medium coaliti	Petala imâ basi connata et cum staminibus cohærentia; stigmata capitata.		*Acantholimon.*
		Corolla tubulosa, stamina usque ad faucem adherentia; stigmata cylindrica		*Limoniastrum.*
PLUMBAGEÆ. Stylus 1, apice quinquefidus.	Calix herbaceus, 10-nervis; stylus glaber			*Plumbago*
	Calix membranaceus, 5-nervis; stylus basi puberulus			*Vogelia.*

CHAPITRE II. — AFFINITÉS ET PLACE DE LA FAMILLE DANS LA SÉRIE VÉGÉTALE.

Les affinités des Plombaginacées sont restées jusqu'ici assez obscures : on les a, en effet, successivement rapprochées des Nyctaginacées, Plantaginées, Amarantacées, Primulacées, Frankéniacées, Polygonées, et enfin Myrsinées.

L'examen critique de ces divers rapprochements dont j'ai indiqué les auteurs dans l'introduction historique de ce mémoire, nous fera connaître leur valeur exacte et nous permettra, en même temps, de confirmer la véritable parenté des plantes qui nous occupent.

Ce ne peuvent être que le nombre des divisions d'un périanthe pétaloïde, le nombre et l'hypogynie des étamines, l'ovule unique et porté sur un placenta presque basilaire, qui ont pu déterminer B. de Jussieu (1), Adanson et Lindley à rapprocher les Nyctaginacées des Plombaginacées. Le déve-

(1) B. de Jussieu (*Ord. nat.*, 1759, in A. L. de Jussieu, *Gen.*, lxviij) réunit les Nyctaginées, Plumbaginées, Amarantacées, Plantaginées.

loppement de la fleur (1) nous montre au contraire combien ces deux familles sont peu parentes, et la disposition des feuilles, le mode d'inflorescence, la direction de l'ovule, la forme de l'embryon courbé ou plié chez les Nyctaginacées, achèvent de les éloigner l'une de l'autre.

L'affinité avec les Plantaginées, proclamée par Grisebach et Endlicher, ne supporte pas davantage l'examen. M. Barnéoud, Ad. Brongniart, E. Boissier ont montré combien cette opinion était peu fondée (2), et, si M. Decaisne a cru pouvoir la conserver encore (3), c'est qu'il a surtout tenu compte de l'analogie que présente la corolle dans les deux familles et de l'hypogynie des étamines. Mais il est évident que le nombre des étamines, l'ovaire biloculaire à placentation axile, la graine à hile ventral éloignent ces plantes des Plombaginacées.

L'affinité avec les Amarantacées, indiquée par B. de Jussieu et Adanson, serait plus justifiable. En effet, le nombre des étamines introrses et surtout le développement de l'ovule, quelquefois porté sur un long funicule au centre d'un ovaire pluricarpellé, peuvent se comparer à ce qui se passe chez les Plombaginacées. Mais l'absence d'une corolle réelle, la forme de l'embryon, la situation de l'albumen, sont autant de caractères qui les en éloignent beaucoup.

C'est M. Decaisne qui a tenté le rapprochement avec les Frankéniacées, mais ce rapprochement est plus apparent que réel. Le nombre des étamines, l'ovaire à trois carpelles et placentas pariétaux sont suffisants pour séparer nettement les deux familles et contre-balancer les quelques analogies fournies par la corolle hypogyne, la situation de l'embryon et l'albumen farineux.

Le rapprochement avec les Myrsinées a été fait par M. M.

(1) Voy., pour l'organogénie des Nyctaginacées, Duchartre, *Ann. sc. nat.*, 3e série, IX, p. 263; Payer, *Traité d'organogénie*, p. 297 et pl. LXII; voy. aussi H. Baillon, *Hist. des plantes*, t. IV, p. 14.

(2) Voy. plus haut.

(3) Le Maout et Decaisne, *Traité général de botanique descriptive et analytique*, Paris, 1876, p. 226.

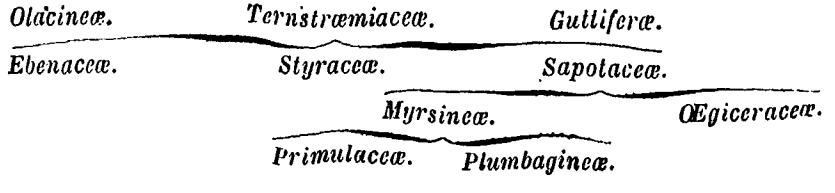
Hartog (1). Il se fonde sur l'alternance des feuilles, les cinq étamines opposées aux divisions de la corolle et adhérentes à sa gorge, l'ovaire uniloculaire à placentation centrale, quelquefois uniovulé. Mais la nature campylotrope de l'ovule, le fruit drupacé, l'embryon arqué, le style indivis des Myrsinées ne trouvent aucun analogue chez les Plombaginées.

Avec les Primulacées les analogies sont plus manifestes et nous avons vu, en effet, Barnéoud, Brongniart, Boissier considérer l'affinité entre ces deux familles comme très étroite. En effet, chez toutes les deux on trouve le même nombre de parties au calice, à la corolle, à l'androcée, au gynécée et le même développement de ces parties (2). Dans l'une et dans l'autre les étamines, au nombre de cinq, biloculaires, introrses, sont oppositipétales et même adhérentes à la corolle; l'ovaire, formé de cinq carpelles, est uniloculaire à placentation centrale. Mais ici s'arrêtent les analogies : tandis que dans les Primulacées le placenta porte un grand nombre d'ovules, dans les Plombaginacées il n'y en a qu'un seul; de plus, le fruit capsulaire dans les premières est un achaine dans les dernières, enfin les feuilles sont opposées sur la tige dans les unes, alternes dans les autres.

Ces différences ont paru assez grandes à MM. Bentham et Hooker pour leur faire rejeter cette affinité et n'en conserver qu'une seule avec les Polygonées.

Quelque peu apparente que soit, au premier abord, la parenté des Plombaginacées avec les Polygonées, il ne faut pas

(1) Marcus M. Hartog, *On the structure and affinities of Sapotaceæ*; (*Journ. of Bot.*, new ser., VII, 1878, p. 65).



(2) Voy. pour l'organogénie des Primulacées, Duchartre, *Ann. sc. nat.*, 1844, II, p. 279; Payer, *loc. cit.*, p. 611, pl. CLIII.

de longues recherches pour l'établir d'une façon certaine. Sans doute, jusqu'ici on a considéré de plusieurs manières l'enveloppe florale des Polygonées, et presque tous les auteurs s'accordent pour regarder ces plantes comme apétales, caractère qui semblerait écarter tout rapprochement du genre de celui-ci; mais malgré cela, comme on va le voir, les analogies sont plus nombreuses que les dissemblances. Dans les deux familles on trouve des tiges souvent cannelées, à feuilles alternes, pourvues d'une gaine entourant plus ou moins complètement la tige, quelquefois scarieuses (Ocréa) et laissant souvent une cicatrice annulaire. Cette disposition donne aux plantes de l'une et l'autre famille, surtout lorsque leur végétation se trouve être analogue, un port d'une similitude manifeste, par exemple entre les *Polygonum cuspidatum*, *multiflorum*, *Calligonum caput Medusæ* Schrenk et les *Plumbago;* entre *Coccoloba uvifera*, *obovata* et *Ægialitis;* entre *Polygonum perfoliatum* et *Statice perfoliata;* entre *Oxygonum alatum* et les *Statice* à scapes ailés; entre les *Eriogonum* à souche conique ou à rameaux striés et fleurs en capitules et les *Armeria* et *Statice;* entre les *Chorysanthe* et *Eriogonum* et les *Statice* et *Acantholimon;* entre *Rumex Limoniastrum* et *Limoniastrum monopetalum*.

Si l'on compare maintenant le développement floral (1), on est aussitôt frappé de voir dans les deux familles des relations identiques entre les divers organes : apparition successive des parties du périanthe, des étamines, des carpelles et d'un ovule basilaire central orthotrope à deux enveloppes. L'ovaire des Polygonées est uniloculaire formé de trois feuilles carpellaires dont les extrémités sont tantôt entièrement libres, tantôt soudées à leur base. Il n'est pas jusqu'à l'adhérence des étamines avec les pièces du périanthe, la présence constante d'un albumen dans la graine, la direction toujours ascendante de la radicule qui ne vienne encore resserrer les rapports des deux familles.

(1) Voy. Payer, *loc. cit.*, p. 289, pl. LXIV.

La structure elle-même nous offre aussi plus d'un point de ressemblance. Ainsi on trouve dans les Polygonées des anneaux continus de fibres autour du cambium (*Polygonum chinense*) et des faisceaux ligneux en fer à cheval (*Polygonum chinense, scoparium; Pteropyrum*), comme dans les *Plumbago;* ou bien des vaisseaux en files dans un bois disjoint et pas d'éléments scléreux (*Chorysanthe vaginata*, *Eriogonum umbellatum*), comme dans les *Statice* et *Armeria*. G. Volkens (1) a donné la figure d'une section de tige de *Polygonum amphibium* très comparable à celle d'un *Plumbago*. Enfin, plus récemment M. Vesque (2) a remarqué « que les stomates et les poils des Plombaginées s'accordent fort bien avec ceux des Polygonées, même la structure du pétiole des grands *Rumex* rappelle celle qu'on observe chez les *Statice* à grandes feuilles ».

Done l'affinité de ces deux familles ne me paraît pas douteuse.

Au point de vue de la structure seule, les analogies des Plombaginacées sont nombreuses avec des plantes vivant dans des conditions analogues. Déjà en 1858 D. Oliver avait très heureusement rapproché de certains *Acantholimon* et *Armeria* la structure d'*Acanthophyllum*, *Arenaria*, *Dianthus*, soumis à des influences semblables de végétation (3). Ce rapprochement peut d'autant moins surprendre que déjà plusieurs auteurs avaient voulu voir des affinités réelles entre les Plombaginacées et les Caryophyllées.

Schwendener (4) et Russow (5) ont comparé les Plombaginacées avec les Monocotylédones et cette comparaison est

(1) Dr G. Volkens, *Zur Kentniss der Beziehungen zwischen Standort und anatomischen Bau der Vegetationsorgane* (*Jahrb. königlichen bot. Gart. zu Berlin*, 1884, Band III).

(2) J. Vesque, *Caractères des principales familles gamopétales tirés de l'anatomie de la feuille* (*Ann. sc. nat.*, 7e série, t. I, 1885, p. 350).

(3) Voy. les figures dans le mémoire cité plus haut.

(4) Dr S. Schwendener, *Das mecanische Princip in anatomischen Bau der Monocotylen*, Leipzig, 1874, p. 143.

(5) E. Russow, *Mém. Acad. Saint-Pétersbourg*, 7e série, XIX, no 1, 1873 p. 153.

encore soutenable. On n'a pour s'en convaincre qu'à examiner les figures de Schwendener : section d'un scape de *Statice latifolia* et sections de Monocotylédones. Évidemment, dans les Plombaginacées, les faisceaux vasculaires isolés et très souvent enchâssés dans un sclérenchyme circulaire (dans le scape), le mode de développement, l'anomalie offerte par *Statice Limonium*, sont autant de faits analogues à ce qui se passe chez nombre de Monocotylédones.

Mais ces analogies ne peuvent avoir une grande importance si elles ne sont accompagnées d'aucun autre témoignage de parenté, car elles sont le résultat immédiat d'influences extérieures analogues. C'est ce dont on peut parfaitement se convaincre en examinant la planche jointe au mémoire de G. Volkens, cité plus haut. On trouve là figurées des sections de *Retamia Duriæi*, *monosperma*, *Genista cephalantha*, *Taverniera Ægyptiaca*, *Leptadenia pyrotechnica*, qui pourraient tout d'abord être parfaitement confondues avec des sections de Plombaginacées (notamment de *Plumbago* et surtout *Pl. aphylla*).

En résumé nous voyons que les Plombaginacées n'offrent d'affinité réellement étroite avec aucune autre famille. Leur parenté la plus proche paraît être celle que je viens de signaler avec les Primulacées d'une part et les Polygonées de l'autre. Mais le degré de cette parenté se montre bien différent pour les deux cas et du reste assez difficile à établir.

Les rapports des Plombaginacées et des Primulacées semblent ceux de deux termes presque également élevés de deux séries collatérales divergentes, dont les termes antérieurs, encore peu connus, seraient très probablement issus d'un ascendant commun. Ainsi se trouveraient justifiés les caractères évidents de parenté qui existent entre ces deux familles, sans qu'il soit possible néanmoins de les regarder comme dérivées l'une de l'autre.

Tout autres sont les rapports qui unissent les Plombaginacées aux Polygonées. Les caractères de ces deux groupes sembleraient plutôt indiquer qu'il s'agit ici d'êtres liés entre

eux par une étroite parenté non plus collatérale, mais bien de filiation. La dialypétalie ou l'apétalie des Polygonées, la disposition variable de l'ovule, des styles, des stigmates, le nombre des étamines, la variation dans la forme de l'enveloppe florale, montrent d'une façon certaine qu'on est ici en présence de plantes inférieures en organisation aux Plombaginacées, chez lesquelles toutes ces parties offrent une constance et une fixité rigoureuses de nombre ou de forme. D'un autre côté les caractères communs entre ces deux groupes paraissent si nets, soit ceux tirés de l'organisation florale, soit ceux tirés des organes végétatifs, qu'il est difficile de nier leur affinité. Il semble donc possible de regarder les Plombaginacées comme dérivées des Polygonées, comme, en quelque sorte, leur terme évolutif le plus parfait. Peut-être existe-t-il, ou a-t-il existé entre ces deux groupes non dérivés directement l'un de l'autre, un intermédiaire quelconque? peut-être aussi les Polygonées ne peuvent-elles être que des ascendants collatéraux des Plombaginacées? questions dont la solution s'appuierait sur trop d'hypothèses pour que j'essaye de les résoudre, et qu'il importe peu, d'ailleurs, de voir résolues en face de cette évidence des faits : la liaison étroite des deux familles, la supériorité d'organisation de l'une, l'infériorité de l'autre.

Il résulte de tout ce qui précède, que les Plombaginacées nous apparaissent comme un terme élevé d'une série de familles à placentation centrale libre. Leur degré de perfectionnement me paraît justifier cette opinion. Cette famille, en effet, comprend des plantes herbacées, pouvant par cela même s'adapter assez facilement à des milieux divers; leur ovaire uniloculaire ne renferme qu'un seul ovule dont la fécondation doit être favorisée par la gamopétalie, par la réunion en grappes denses ou en capitules de fleurs pouvant ainsi se féconder mutuellement; enfin leur graine est protégée par les enveloppes florales persistantes. Ne sont-ce pas là des caractères d'un haut degré d'organisation, rappelant par plus d'un point ce qui s'observe chez les Composées?

Dois-je enfin invoquer ici l'absence complète de traces laissées par les Plombaginacées dans les dépôts géologiques? Un tel argument ne pourrait avoir de valeur réelle que si l'on connaissait parfaitement la végétation des époques antérieures à celle-ci. Dans tous les cas l'absence de ces plantes dans les couches sédimentaires peut s'expliquer par le fait de leur consistance herbacée et de leurs feuilles non caduques qui ne facilitent pas la fossilisation ou la conservation d'empreintes certaines.

TROISIÈME PARTIE

ÉTUDE DE LA DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

CHAPITRE I. — RECHERCHE DE L'AIRE DES GENRES.

Il résulte des considérations présentées plus haut, que l'étude de la distribution géographique est indispensable pour expliquer les diverses structures observées chez les Plombaginacées. C'est donc à cette étude que sera consacrée cette dernière partie du mémoire. Malheureusement les documents relatifs à ce que je pourrais appeler le *modus vivendi* de chaque espèce m'ont manqué, et j'ai dû me borner à rechercher seulement d'une façon générale pour chaque genre le trait caractéristique de son habitat. Néanmoins, pour que ce caractère soit reconnu exact, j'ai signalé certaines particularités spécifiques, bien propres à montrer les préférences de ces plantes pour telle station plutôt que pour telle autre.

Ce qui frappe tout d'abord dans la répartition des Plombaginacées à la surface du globe, c'est la localisation presque absolue de quelques genres et surtout de la plupart des espèces. C'est là, je dois le faire remarquer tout de suite, un fait

87815

d'une importance considérable, une sorte de caractéristique de la famille. Certaines espèces ne se trouvent que dans certaines localités et encore faut-il, pour qu'elles s'y maintiennent, une somme de conditions locales qui ne peuvent évidemment se rencontrer nulle part ailleurs. Il en résulte pour l'espèce une condamnation, pour ainsi dire, à vivre là où elle se trouve, à moins de se modifier pour s'adapter à une autre station, et, alors, à cesser d'être l'espèce considérée. De là ces nombreuses formes voisines, sujets de tant de discussions; de là aussi ces groupes de types passant insensiblement des uns aux autres, endémiques dans une région déterminée.

Il eût été logique, pour bien montrer la dispersion des espèces de cette famille, d'énumérer les stations de chacune d'elles et de présenter ensuite les conclusions fournies par l'étude comparative de ces aires particulières. On conçoit combien cet exposé eût été long et fastidieux. J'ai fait cette recherche des aires aussi minutieusement que possible, et ce sont les résultats auxquels je suis parvenu que je me borne à exposer ici. Je dois donc dire, en quelques mots, quelle méthode j'ai suivie.

Pour donner à mon travail le caractère d'une grande rigueur et établir mes conclusions sur des bases certaines, je me suis tout d'abord astreint à ne tenir compte que de documents irréfutables, c'est-à-dire d'échantillons d'herbier dont je pouvais vérifier la détermination et dont la provenance ne pouvait susciter de doute. J'ai dû ainsi, cela se comprend, laisser de côté quelques espèces, soit qu'elles fussent douteuses, soit qu'elles ne fussent point représentées parmi les échantillons dont je disposais. Mais grâce aux nombreux exemplaires de l'herbier du Muséum, mis à mon entière disposition par mon excellent maître, M. Bureau, grâce aussi aux spécimens du riche herbier de M. Cosson, qui m'a été si obligeamment et si largement ouvert, j'ai pu avoir des renseignements précis sur 267 espèces, alors que la famille en comprend de 285 à 290 environ. C'est là, on le voit, un nombre suffisant pour en tirer une conclusion non entachée d'incertitude, et on admettra

que, quel que soit le nombre des espèces nouvelles que l'on fasse désormais connaître, ces espèces viendront corroborer cette conclusion, bien loin de l'infirmer.

J'ai donc noté sur des cartes spéciales toutes les localités d'où proviennent ces 267 espèces; j'ai obtenu ainsi leurs aires et celles des genres que j'ai limitées sur chaque carte de contrée par un trait particulier. Réunissant ensuite tous ces documents sur une carte générale, j'ai obtenu l'aire de la famille et les rapports de chaque aire de genre (voy. la carte).

Enfin, je ne me suis pas contenté de ces résultats, j'ai tenu à les vérifier en les confrontant avec les indications fournies par les auteurs de Flores. J'ai eu le plaisir de constater que, d'une part mes résultats, de l'autre les indications des Flores, concordaient dans le plus grand nombre des cas.

ÆGIALITIS. — Le genre *Ægialitis* comprend deux espèces: l'une, *Æ. annulata* R. Br., croît sur les rivages d'Australie, dans le Queensland, le golfe de Carpentarie, l'Australie occidentale et les rives de l'île de Timor; l'autre, *Æ. rotundifolia* Roxb., a été trouvée sur les rivages marécageux du Bengale, des îles Andamans et de la presqu'île de Malacca. La présence d'une espèce en Australie ne peut s'expliquer que par l'hypothèse d'une introduction relativement récente, hypothèse fondée sur la distribution géographique elle-même.

ARMERIA. — Le genre *Armeria* est l'un de ceux qui ont une aire très étendue. Or le premier fait qui se dégage de la répartition de ses espèces, est bien digne d'attirer l'attention: sur un total d'environ 60 espèces que comprend ce genre, 44 (1) se trouvent en Europe, et sur ces 44 il y en a 27 pour l'Espagne et le Portugal, dont 17 à 20 environ de spéciales. C'est-à-dire qu'on peut considérer le genre comme européen, et que l'Espagne, ou pour mieux dire la péninsule Ibérique, peut

(1) Janka, *Plumbagineæ europeæ* (*Termeszetrajzi Fusetek*, vol. II, pars 1, 1882).

être regardée comme le berceau, ou tout au moins la terre d'adoption, de ce genre, puisqu'on y trouve la proportion $\frac{1}{2}$ pour le nombre total des espèces, et $\frac{1}{3}$ pour les espèces spéciales.

Il est donc naturel d'examiner d'abord la répartition des *Armeria* dans la péninsule Ibérique, et de lui comparer ensuite les autres régions où on en trouve.

Les *Armeria* vivent indifféremment dans un sol calcaire ou siliceux, et le voisinage de la mer n'est pas pour elles une condition nécessaire, puisqu'on en trouve fort loin des côtes dans les vallées sablonneuses ou sur les hautes montagnes. Elles se plaisent volontiers dans les lieux arides, chauds ou tempérés. Sur les montagnes, l'exposition ne leur est pas indifférente, et en général elles se tiennent de préférence dans les éboulis de roches, contre les escarpements dépourvus de toute autre plante. Elles enfoncent profondément leurs racines dans les fissures des rochers et peuvent ainsi braver tous les vents. Toutes ces conditions sont parfaitement remplies en Espagne, aussi « l'Espagne abonde en *Armeria*. Qu'on aille dans le Nord ou dans le Sud, dans l'Est ou dans l'Ouest, en région calcaire ou en région granitique, on est sûr d'en rencontrer jusqu'à de grandes altitudes (1) ».

Mais pour ces plantes comme pour toutes celles de la même famille, nous constatons un cantonnement bien caractéristique. Dans la péninsule Ibérique, les espèces littorales distinctes des espèces continentales et montagnardes sont cantonnées dans des régions bien délimitées. Au Nord, sur les côtes du golfe de Gascogne, depuis les Pyrénées jusqu'aux Asturies, on trouve : *Arm. maritima* Willd.; *allioides* Boiss., et *pubigera* Boiss. Au Sud, depuis Gibraltar jusqu'au cap Saint-Vincent, dans les Algarves, on trouve : *Arm. Gaditana* Boiss.; *Boissieriana* Coss.; *macrophylla* Boiss. et Reut.; *pinifolia* Rœm. et Sch.; *pungens* Rœm et Sch. L'*Arm. fasciculata* Willd. paraît cantonnée dans la province de Cadix, ainsi qu'*Arm.*

(1) L. Leresche et E. Levier, *Deux excursions botaniques dans le nord de l'Espagne et le Portugal en* 1878 *et* 1879, Lausanne, 1880, p. 188.

bœtica Boiss., tandis qu'*Arm. velutina* Welw. est spéciale aux Algarves (1).

Les espèces de l'intérieur sont moins cantonnées. C'est ainsi qu'on trouve *Arm. allioides* Boiss., à la fois dans les Asturies, sur les hauts plateaux des environs de Madrid, dans la province de Valence, où elle s'élève jusqu'à 650 mètres environ, et dans la Sierra-Nevada, où elle atteint 2000 mètres. D'autres espèces croissent à de plus grandes hauteurs encore : *Arm. longearistata* Boiss. et Reut. se rencontre en Castille et sur la Sierra-Nevada, à environ 2300 mètres; *Arm. filicaulis* Boiss. atteint, dans les Pyrénées et la Sierra-Nevada, 2500 mètres; *Arm. cæspitosa* Boiss., qui croît dans l'Estramadure et la province de Valence, s'élève jusqu'à 2600 mètres; enfin *Arm. splendens* Boiss., qui dans la Sierra de Gredos, en Estramadure, se rencontre à 2800 mètres, atteint 3400 mètres dans la Sierra Nevada.

Arm. alpina L. ne quitte pas les Pyrénées, où elle ne dépasse guère 1500 mètres. *Arm. plantaginea* Willd. s'étend suivant une ligne qui coupe le quadrilatère formé par la péninsule Ibérique du Nord-Ouest au Sud-Ouest, à travers la Catalogne, la Castille et l'Estramadure. De même *Arm. Magellensis* Boiss. se rencontre dans l'Aragon et dans les Algarves (cap Saint-Vincent).

Enfin, un certain nombre d'espèces paraissent cantonnées dans des points très restreints. Telles sont *Arm. cantabrica* Boiss. dans le cours supérieur de l'Èbre; *Arm. elongata* Hoffm., *vestita* Willk. en Estramadure; *Arm. Welwitschii* Boiss. dans la province de Lisbonne (*cabo da Roca*); *Arm. latifolia* Willd. dans les environs de Valence; *Arm. villosa* Gird. dans la province de Grenade. Peut-être ces espèces seront-elles trouvées ultérieurement en d'autres points; le fait sera d'autant plus intéressant qu'il permettra d'établir une relation aujourd'hui

(1) La localisation des espèces que je viens de citer pour les Algarves est si évidente qu'elle avait frappé Grisebach. Il assigne, en effet, une série d'espèces endémiques d'*Armeria* à cette région (*La végétation du globe*, par A. Grisebach, trad. de P. de Tchihatcheff, Paris, 2 vol., 1877, t. I, p. 501).

difficile à saisir entre ces espèces pour ainsi dire isolées et les autres.

En somme, la distribution des *Armeria* dans la péninsule Ibérique présente un caractère bien remarquable. Les espèces y sont groupées en plusieurs points assez bien délimités, dont la disposition générale coïncide sensiblement avec l'orographie de cette contrée. Il semble que les espèces aient suivi les chaînes de montagnes pour se disperser et aller former des colonies en différents endroits. Si, en effet, on joint par des lignes les espèces sur une carte, on constate que la direction de ces lignes est bien marquée du Nord au Sud, et de l'Est à l'Ouest, c'est-à-dire en suivant la chaîne qui parcourt la péninsule du Nord au Sud, envoyant vers l'Ouest les ramifications des Asturies, des Sierra-Guadarrama et de Gredos, Sierra-Morena, Sierra-Nevada. Et justement, les seules espèces que l'on trouve vers l'Est sont dans la province de Valence, dans le prolongement qu'envoie dans cette région la Sierra d'Albracin. Quant aux espèces littorales, elles sont groupées en des points dépendant de ce plan général. On les trouve sur les côtes de l'Océan, au Nord, dans la direction des Asturies; à l'Ouest, au cap Saint-Vincent, suivant la direction de la Sierra-Monchique; au Sud, vers la pointe de Gibraltar, dans le prolongement de la Sierra-Nevada. Enfin, à l'Est, on n'en trouve que dans la province de Valence.

Il m'a paru bon d'insister autant sur la dispersion des *Armeria* en Espagne, parce que nulle part ailleurs on ne retrouve un groupement aussi manifeste.

De l'Espagne nous voyons les *Armeria* rayonner au Nord, à l'Est et au Sud, s'étendre en un mot comme s'éloignant d'un centre d'apparition. Vers le Nord, c'est *Arm. maritima* Willd. qui longe le littoral atlantique jusqu'en Suède, jusqu'aux îles Feroë, l'Islande, le Groenland et de là certainement passe en Amérique. C'est encore *Arm. plantaginea* Willd. qui couvre la France (sauf l'Est) et la Belgique, et se retrouve en Italie et en Grèce. Vers le Nord-Est, c'est *Arm. alpina* L. qui se rencontre dans toutes les Alpes jusqu'en Autriche, *Arm. elongata*.

Hoffm. depuis la Thessalie jusqu'à la Belgique et la Suède.

Dans toute la région méditerranéenne, au contraire, les espèces sont plus cantonnées : *Arm. ruscinonensis* Gir., *juncea* Gir., *bupleuroides* Gren. et Godr. en France; *multiceps* Wallr., *leucocephala* K., *fasciculata* Willd. en Corse; *gracilis* Ten., *macropoda* Boiss., *denticulata* Bert., *Magellensis* Boiss. en Italie; *Morisii* Boiss., *Sardoa* Boiss. en Sardaigne (1); *Gussonei* Boiss., *Nebrodensis* Guss. en Sicile; *Rumelica* Boiss., *sancta* Janka au sud du Danube; *cariensis* Boiss. en Asie Mineure ainsi qu'*Arm. Magellensis* Boiss. En Afrique les *Armeria* ne se rencontrent qu'au Maroc, en Algérie et aux îles Madère, c'est-à-dire en des points très rapprochées de l'Espagne. Ce sont *Arm. Tingitana* Boiss. et Reut., *Mauritanica* Wallr., *Maderensis* Lowe, espèces spéciales avec *Arm. plantaginea* Willd., *allioides* Boiss. Du reste, ces espèces ne dépassent pas la région des hauts plateaux de l'Atlas et font entièrement défaut dans la région saharienne.

En Amérique, on rencontre des *Armeria* au Nord et au Sud dans la région tempérée. Ce sont des espèces fort voisines de l'*Arm. maritima* Willd et *Arm. alpina* L. et vivant comme elles sur le rivage ou sur les hautes montagnes. Au Nord on trouve *Arm. arctica* Wallr., *Labradorica* Wallr., *sanguinolenta* Wall. depuis le Labrador jusqu'au détroit de Behring. *Arm. andina* Pœppig est en Amérique ce qu'est *Arm. alpina* en Europe; elle s'étend sur la chaîne de montagnes qui longe la côte ouest du continent américain depuis San-Francisco jusqu'au Chili et la Patagonie. Quatre espèces sont cantonnées dans l'Amérique méridionale : *Arm. androsacea* Boiss. et *macloviana* Cham. en Patagonie et au cap Horn; *Arm. brachyphylla* Boiss. dans les Andes du Chili, *Arm. Chi-*

(1) Grisebach (*loc. cit.*, t. I, p. 551 et 552) dit qu'il a remarqué quatre espèces d'*Armeria* endémiques de la Corse et de la Sardaigne, et que, en Italie, les Plombaginacées endémiques sont dans la proportion de 3 pour 100. Je dois signaler le petit nombre d'*Armeria* véritablement italiennes; la majorité des espèces dites italiennes appartiennent à la Sicile, la Sardaigne et la Corse (voy. Archangeli, *Flora italica*).

lensis Boiss. dans les Andes jusqu'au détroit de Magellan.

Enfin deux espèces apparaissent comme complètement isolées en dehors des limites que je viens de tracer pour l'aire du genre *Armeria*. Ce sont *Arm. sibirica* Turcz., trouvée par Turczaninow en Dahurie, espèce très voisine d'*Arm. maritima* et certainement arrivée là par le détroit de Behring; *Arm. scabra* Willd. rapportée par Pallas du nord de l'Asie.

Le tableau de la répartition géographique du genre *Armeria* sera donc le suivant :

RÉGIONS	TOTAL DES ESPÈCES	ESPÈCES PROPRES	ESPÈCES COMMUNES	OBSERVATIONS
I. R. ATLANTIQUE (depuis le Maroc jusqu'en Suède).....	14	12	2	Ces deux espèces se trouvent dans la région méditerranéenne (*Arm. pungens, Arm. allioides*).
II. R. MÉDITERRANÉENNE (tous les rivages et les îles de la Méditerranée).....	32	28	4	Sur ces quatre espèces, deux sont communes avec la région précédente; deux autres, *Arm. plantaginea* et *elongata* avec l'Europe centrale. Sur les vingt-huit propres, sept se trouvent en Afrique, dont quatre spéciales, deux communes avec Asie Mineure.
III. EUROPE CENTRALE (Espagne centrale, Piémont, France, Autriche-Hongrie, Allemagne, Danemark, Belgique, Hollande, Angleterre, sud de la Scandinavie).....	9	7	2	»
IV. AMÉRIQUES.....	8	8	»	Amérique du N., trois espèces; Amérique du S, 4; une espèce commune.
V. ASIE BORÉALE.....	2	2	»	»

STATICE. — C'est surtout dans la répartition du genre *Statice* que l'on trouve ces cantonnements d'espèces bien déterminés dont j'ai parlé plus haut (1). Son aire, plus vaste que

(1) Comme exemple de cette localisation, je mentionnerai ici quelques faits spéciaux à des *Statice* de nos côtes de l'Océan, dont je dois la connaissance à

tices pour se convaincre de cette marche. Enfin de la Chine et du Japon, des représentants du genre sont passés dans l'Océanie jusqu'en Australie, où l'on trouve l'espèce si spéciale *St. australis* Sprengl.

I. RÉGION ATLANTIQUE. — Cette région comprend la Scandinavie, les Iles Britanniques, le littoral belge, français et hispano-portugais, l'Afrique occidentale avec les îles Madère, Açores, Canaries, du Cap-Vert.

On compte dans cette région environ 27 espèces réparties de la façon qu'il suit (1) :

NOMBRE DES ESPÈCES		CONTRÉES	NOMS DES ESPÈCES
Communes..	6	»	*St. sinuata*, *Thouini* (Pteroclados), *Limonium*, *lychnidifolia*, *bellidifolia*, *virgata* (Limonium).
Propres....	4	Europe occidentale.....	*St. Bahusiensis*, *ovalifolia*, *Dodartii*, *occidentalis* (Limonium).
	4	Maroc.....	*St. Akkensis*, *fallax* (Pteroclados), *mucronata* (Ctenostachys), *tuberculata* (Limonium).
	11	Canaries.....	*St. arborescens*, *fruticans*, *macrophylla*, *brassicæfolia*, *macroptera*, *imbricata*, *puberula*, *Bourgei*, *Preauxii* (Pteroclados), *papillata* (Ctenostachys), *Jovibarba*.
	1	Cap-Vert.....	*St. Brunneri* (Ctenostachys).
	1	Canaries et Madère.....	*St. pectinata* (Ctenostachys).

On voit d'après ce tableau que les espèces européennes sont toutes très voisines de *St. Limonium* au groupe de laquelle elles appartiennent. Au contraire, les espèces africaines, sauf une, *St. tuberculata* qui est du groupe *Limonium*, font partie des groupes *Ctenostachys*, tout entier représenté dans cette

(1) J'ai provisoirement adopté les différents groupes établis par Boissier dans le *Prodrome* pour ce genre. Cela me permettra de faire mieux saisir le groupement des espèces dans une localité.

région, et *Pteroclados*, dont trois espèces seulement s'éloignent de ce centre : *St. Bonduellii*, *sinuata* et *Thouini*. Il existe donc dans la région du Maroc occidental, des Canaries et des îles du Cap-Vert, un centre d'espèces spéciales et bien caractéristiques.

II. Région méditerranéenne. — Cette région comprend tout le littoral et les îles de la Méditerranée.

Il existe dans cette région environ 60 espèces, dont 52 propres et 8 communes avec les régions voisines, se répartissant ainsi :

NOMBRE DES ESPÈCES		CONTRÉES	NOMS DES ESPÈCES
Communes.	8	»	*St. sinuata*, *Thouini* (Pteroclados), *tatarica* (Goniolimon), *Limonium*, *Gmelini*, *lychnidifolia*, *bellidifolia*, *virgata* (Limonium).
Propres.....	23	Europe.....	*St. densiflora*, *Dufourei*, *ocymifolia*, *Sibthorpiana*, *salsuginosa*, *dictyoclada*, *articulata*, *minuta*, *pubescens*, *cancellata*, *cordata*, *Cumana*, *furfuracea*, *læta*, *Corinthiaca*, *dichotoma*, *companyonis*, *rupicola*, *costa*, *confusa*, *Catanensis* (Limonium), *cæsia* (Polyarthron), *diffusa* (Myriolepis).
	8	Afrique.....	*St. Bonduellii* (Pteroclados), *Duriæi*, *Raddiana*, *asparagoides*, *cymulifera*, *Tourneuxii*, *insignis* (Limonium), *tubiflora* (Siphonantha).
	6	Asie.....	*St. effusa*, *bellidifolia*, *Sieberi*, *rorida*, *Cosyrensis* (Limonium), *globulifera* (Sphærostachys).
	4	Europe et Asie...	*St. græca*, *duriuscula*, *Iconia*, *caspia* (Limonium).
	9	Europe et Afrique.	*St. oxylepis*, *Gougetiana*, *spathulata*, *globulariæfolia*, *psiloclada*, *minutiflora*, *gummifera* (Limonium), *echioides* (Schizhymenium), *ferulacea* (Myriolepis).
	1	Europe, Asie et Afrique.....	*St. delicatula* (Limonium) plus *St. sinuata*, *Thouini*, *Limonium*, *tatarica*, qui sont des espèces communes à d'autres régions.
	1	Asie et Afrique..	*St. pruinosa* (Limonium).

Deux espèces s'avancent jusqu'au centre de l'Espagne et constituent l'exception citée plus haut : *St. dichotoma*, *St.*

celle des *Armeria*, peut se diviser en un certain nombre de régions très nettes, caractérisées par des types spéciaux et néanmoins reliées toutes ensemble par des liens manifestes. Les *Statice* sont des plantes des bords de la mer ou des régions salées; jamais elles ne croissent sur les montagnes. Elles préfèrent les régions tempérées surtout de l'hémisphère nord et on ne les rencontre qu'exceptionnellement, pour ainsi dire, entre les tropiques.

On ne pourrait ici, comme pour les *Armeria*, trouver immédiatement une région restreinte dans laquelle le nombre des espèces de *Statice* soit de beaucoup supérieur à celui de toutes les autres et qui, par cela même, nous offrît au

mon maître, M. Ed. Bureau, et qu'il m'a été récemment possible de constater sur place dans la presqu'île de Batz.

St. Limonium. — Croît dans les vases toujours humides, fréquemment submergées, en compagnie des *Salicornia herbacea*, *Suæda maritima*, *Spartina stricta*. On le trouve dans les marais salants, quelquefois avec *St. Dodartii*, mais jamais avec aucune des trois autres espèces suivantes.

St. Dodartii. — C'est la seule espèce que l'on trouve dans des conditions un peu différentes, tantôt avec le *St. Limonium*, dans les vases et les endroits submergés, tantôt, au contraire, avec *St. occidentalis*, sur les rochers granitiques ou schisteux de la côte.

St. occidentalis. — Se tient sur les rochers escarpés, souvent même contre leur paroi, n'est jamais submergé. Dans ces stations, on trouve aussi *St. Dodartii*, mais jamais les deux plantes ne croissent côte à côte, elles forment chacune de petites colonies distinctes.

St. lychnidifolia. — Les conditions qu'exige cette plante sont déjà plus absolues. Elle se tient au-dessus de *Salicornia herbacea*, sur les petites éminences le long des étiers des marais salants, ne supportant pas d'être submergée.

St. ovalifolia. — Cette dernière espèce, enfin, se tient sur la crête des falaises granitiques ou schisteuses, en touffes serrées et ne s'éloignant pas à plus de quelques mètres environ du bord de la falaise. Elle est la seule que l'on trouve dans cette station, enfonçant ses racines profondément dans les fissures du rocher, de façon à résister aux vents les plus violents. Elle n'est donc jamais ni submergée, ni baignée, mais elle reçoit les embruns ou écume des vagues projetée par le vent.

Les comptes rendus des sessions extraordinaires de la Société botanique de France m'ont aussi fourni un grand nombre de faits intéressants sur la station de certaines espèces. Je ne puis citer ici chaque renseignement fourni, je renvoie le lecteur au *Bulletin de la Société botanique*, lui indiquant surtout les sessions de Montpellier, 1857; Bordeaux, 1859; Nantes, 1861; Béziers et Narbonne, 1862; Pau, 1868; Prades, 1872; Corse, 1877; Bayonne, 1880.

moins l'apparence d'un centre. Néanmoins ce qui frappe tout d'abord, c'est la réunion des espèces dans cet espace du globe qui forme le bassin méditerranéen ou région méditerranéenne et les dépressions de l'ancien continent qui paraissent continuer ce bassin à travers l'Europe, l'Asie et l'Afrique. Ainsi, tandis que dans l'Europe occidentale les espèces sont exclusivement littorales (à part deux exceptions indiquées plus loin), dans l'Europe orientale elles croissent dans les régions basses qui avoisinent la mer Noire et la mer Caspienne, et de là elles s'étendent à travers l'Asie dans toute cette région de steppes comprises depuis la mer Caspienne d'un côté et le golfe Persique de l'autre jusqu'à la mer d'Aral et au lac Baïkal. En Asie donc les espèces sont continentales et on n'en trouve de littorales que sur les côtes de la Chine et du Japon, c'est-à-dire dans le prolongement de la région que je viens d'indiquer. En Afrique, les espèces croissent les unes sur le bord immédiat de la mer, les autres dans les dépressions formées par les chotts et les sebkhas, dans tout le nord du continent.

Le centre de groupement des espèces de ce genre est donc manifestement, dans l'ancien continent, la vaste dépression qui forme la région méditerranéenne. De là, il semble que les espèces se soient dirigées vers l'Ouest par le détroit de Gibraltar et étendues au Nord et au Sud sur les littoraux européen et africain; vers l'Est dans la région des steppes asiatiques; vers le Sud-Est, sur les côtes de la mer Rouge et de là très probablement jusqu'au sud du continent africain, au Cap, où l'on constate une colonie d'espèces bien spéciales. De ce grand centre, il est facile de suivre ensuite la direction des espèces. Par le Nord, en suivant le littoral atlantique le long de l'Europe, probablement de l'Islande et du Groenland, une espèce éminemment européenne (*St. Limonium*) a dû passer en Amérique. Par le Sud, en suivant le littoral africain, les îles Açores, Madère, d'autres espèces sont sans doute passées dans l'Amérique du Sud. Il suffit de regarder, sur la carte, la disposition des lignes rouges indiquant la présence des Sta-

echioides (1). Dans l'Afrique du Nord, les espèces s'avancent dans l'intérieur autour des sebkhas et des chotts. Ce sont surtout *St. Bonduellii*, *Thouini*, *globulariæfolia*, *pruinosa*, etc.

Parmi les sporadiques, deux espèces paraissent répandues dans toute la région, *St. sinuata* et *Thouini*. *St. tatarica* se trouve dans tout le sud de l'Europe orientale et en Algérie depuis Batna jusque dans le Sahara oranais.

III. Région européenne orientale. — Cette région comprend les basses plaines du Danube et les steppes qui entourent la mer Noire et la mer Caspienne jusqu'à l'Oural. Elle renferme environ 15 espèces dont 5 propres à cette région :

St. tomentella, *latifolia*, *Owerini* (Limonium), *elata*, *graminifolia* (Goniolimon);

et 10 communes :

St. Limonium, *Gmelini*, *virgata*, *caspia*, *perfoliata*, *suffruticosa* (Limonium), *collina*, *speciosa*, *tatarica* (Goniolimon), *spicata* (Psyllostachys).

Cette région est donc caractérisée par la présence de représentants de quatre groupes différents, celui des Goniolimon surtout, dont il y existe cinq espèces sur huit. Enfin, comme on va le voir, c'est avec la région suivante qu'elle a le plus de relations par les espèces communes.

IV. Région asiatique. — Cette région comprend les steppes des Kirghiz, le Turkestan, la Perse, l'Afghanistan, l'Altaï, la Songarie, le Transbaïkal, la Dahurie, la Mongolie, la Chine et le Japon.

On y trouve environ 39 espèces dont 34 propres, 5 communes, se répartissant ainsi :

(1) Grisebach (*loc. cit.*, I, p. 457) dit que cette présence est uniquement due à l'accumulation dans les fonds marécageux, entre les collines gypseuses, de sel de soude.

NOMBRE DES ESPÈCES		CONTRÉES	NOMS DES ESPÈCES
Communes..	5	»	*St. collina, tatarica* (Goniolimon), *Caspia, suffruticosa* (Limonium).
Propres....	8	Turkestan.....	*St. sedoides, leptoloba* (Platymenium), *speciosa* (Goniolimon), *perfoliata, Kaschgarica, Kaufmaniana* (Limonium) *anceps, Suworowii* (Psylliostachys).
	7	Songarie..	*St. congesta, chrysocomia, Schrenxiana* (Platymenium), *leptophylla, macrorrhiza* (Limonium), *eximia, callicoma* (Goniolimon).
	4	Turkestan et Songarie.....	*St. myriantha, decipiens, otolepis* (Limonium), *speciosa* (Goniolimon).
	6	Transbaïkal et Mongolie.....	*St. flexuosa, tenella, aurea, bicolor, Bungeana, Francheti* (Platymenium).
	2	Pendjab.....	*St. Stocksii* (Limonium), *cabulica* (Schizhymenium).
	1	Thibet.....	*St. macrorrhabdos* (Limonium).
	2	Chine et Japon..	*St. sinensis, Japonica* (Platymenium).
	4	Perse et Afghanistan.....	*St. carnosa* (Limonium), *spicata, plantaginifolia, leptostachya* (Psylliostachys).

On voit que la plus grande partie des espèces est cantonnée dans le Turkestan et la Songarie. Les formes sont presque partout caractéristiques et appartiennent pour la moitié à peu près au groupe *Platymenium*, remarquable par ses scapes très étroitement ailés, ce qui les rapproche des *Goniolimon*, ses feuilles qui se détruisent facilement pendant la saison sèche et ses épis à fleurs jaunes. Le groupe *Psylliostachys*, à feuilles découpées et épis très denses, n'est pas moins caractéristique et ses représentants sont tous groupés dans le nord-est de la Perse et le sud du Turkestan.

Les deux espèces *St. sinensis* et *japonica* vivent seules sur le littoral.

V. Région africano-arabique. — Sous ce nom je comprends tout le littoral de la mer Rouge et cette partie du littoral africain qui borde le pays des Çomalis, enfin l'île de Socotora.

On trouve là trois espèces intéressantes : *St. arabica*, spéciale à l'Arabie; *St. cylindrifolia*, répandue en Abyssinie et dans le pays des Çomalis; *St. axillaris*, qui croît en Égypte, en Arabie et jusque dans l'île de la Grande Comore, d'où l'a récemment rapportée M. Humblot. Ces trois espèces font partie du groupe *Limonium* et se rattachent directement aux espèces *carnosa*, de la Perse; *Stocksii*, du Pendjab; *suffruticosa*, de la Russie méridionale. Par leurs feuilles très épaisses et recouvertes d'un encroûtement également épais, elles sont très voisines des *Limoniastrum*. Elles sont comme eux des plantes désertiques, suffrutescentes et à fleurs roses.

VI. Région africaine australe. — C'est le littoral du Cap de Bonne-Espérance où se trouve une colonie de 11 espèces endémiques, appartenant à trois groupes différents :

1° *St. tetragona* (Platymenium);

2° *St. linifolia*, *Kraussiana*, *pedicellata*, *equisetina*, *corymbulosa*, *Dregeana*, *scabra*, *decumbens* (Limonium);

3° *St. purpurata*, *rosea* (Circinaria).

Cette présence de nombreux représentants du groupe *Limonium* dans une région paraissant ne se rattacher à aucune autre, est un fait digne de remarque. De même la présence d'un représentant du groupe *Platymenium*, presque entièrement asiatique, mérite d'être signalée. Enfin il est aussi remarquable que le groupe *Circinaria*, dont les deux seules espèces appartiennent au Cap, est celui qui se rapproche le plus du groupe *Goniolimon*, d'après l'opinion de Bentham et Hooker. Tous ces faits montrent bien que cette colonie d'espèces du Cap est une dépendance des centres indiqués plus haut et s'il n'est guère possible aujourd'hui de la relier directement à une autre région, cela ne peut être attribué qu'au défaut de documents sur les contrées avoisinantes.

VII. Région océanique. — Une seule espèce, *St. australis*, que l'on rencontre sur les côtes d'Australie, de la terre de Van Diemen, de la Tasmanie, représente le genre *Statice* dans ces

contrées. Cette espèce, du groupe *Platymenium*, se rattache aux *St. sinensis* et *japonica*. Il est fort probable qu'elle est arrivée là où on la trouve aujourd'hui, par le littoral de l'Asie orientale.

VIII. Région américaine. — Cette région, qui se subdivise naturellement en Amérique du Nord et Amérique du Sud, comprend trois espèces, 2 propres, 1 commune, appartenant toutes les trois au groupe *Limonium*.

Dans l'Amérique du Nord, on trouve *St. Caroliniana* et *Californica*, qui sont regardées toutes deux par Asa Gray comme des variétés du *St. Limonium*. Dans la Floride on trouve *St. Brasiliensis* et dans l'île Bahama *St. Bahamensis* Grisebach.

Dans l'Amérique du Sud on trouve *St. Brasiliensis* sur le littoral brésilien.

Ces espèces, sauf *St. Limonium*, variété *californica*, croissent sur le littoral oriental. Le seul fait d'une importance réelle à noter est l'étroite parenté de ces espèces avec *St. Limonium*.

Acantholimon. — J'ai peu de chose à ajouter à l'étude qu'a faite Al. Bunge de la distribution géographique de ce genre (1). Aux 84 espèces qu'il a admises sont venues s'ajouter un petit nombre d'espèces nouvelles dont la situation géographique ne modifie pas sensiblement les conclusions auxquelles il est parvenu. Je n'ai donc qu'à résumer ici le travail de Bunge, en tenant compte des espèces plus récemment découvertes.

Les *Acantholimon* se trouvent entre le 28e et le 43e degré de latitude nord et entre le 20e et le 75e degré de longitude est, depuis la Grèce orientale jusqu'au Thibet occidental, de la Transcaucasie et du Turkestan méridional à la Syrie, la Perse méridionale et le Bélouchistan. « L'Acantholimon aime

(1) Al. Bunge, *Die Gattung Acantholimon* Boiss. (voy. plus haut, p. 10).

un sol stérile et calcaire, sur le flanc méridional des montagnes, et s'élève toujours à plus de 3000 pieds au-dessus de la mer, et, sur les plateaux, jusqu'à 15 et 16000 pieds. Cette habitation dans les lieux élevés, exposés au soleil, dans un climat très sec, absolument privé de pluie pendant l'été, et offrant des températures extrêmes, produit nécessairement le port rigide et la pauvreté en parenchyme de ce groupe de plantes (1). » Il en résulte que les espèces à port rigide se rencontrent surtout vers le sud de ce territoire, dans les environs de Caboul, le Bélouchistan et la Perse australe. Ces espèces se distinguent également par l'éclat de leurs fleurs ou de leurs bractées, et plus on se dirige vers l'Ouest ou le Nord, plus on voit les espèces perdre leur coloration pour arriver, à la limite en Grèce, à un type à fleurs petites, pressées en épis compacts et à calice blanc. Ces considérations ont conduit Bunge à placer le point probable d'apparition vers l'est de cette aire, là où se trouvent réunis, autour d'*Ac. diapensioides* Boiss., des représentants des groupes principaux du genre.

Telle est l'aire que Bunge assigne à ces plantes. Or il est à remarquer qu'aucune des espèces nouvelles décrites par E. Boissier, dans sa *Flora orientalis* (2), ne s'écarte de cette aire; bien plus, ces espèces se rencontrent dans les mêmes régions que les espèces précédemment connues dont elles sont affines. C'est ainsi qu'*A. Sahendicum* Boiss. et Buhse se trouve dans la province d'Aderbidjan, en Perse, non loin des *A. glumaceum* et *Bodeanum; A. Eschkerense* Boiss. et Haussk., dans le Luristan, patrie d'*A. oliganthum*; *A. scabrellum* Boiss. et Haussk., dans la Perse austro-occidentale, entre les régions des *A. Brachystachyum* et *oliganthum* dont il est voisin. Seul *A. Fausti* Trautv., voisin de *A. Echinus* L., et qui se trouve entre Asterabad et Schahkuh, semble faire exception.

(1) *Loc. cit.*, p. 10 du tirage à part.
(2) T. IV, 1879, p. 823 et sq.

Des faits autrement importants ont été acquis par les explorations récentes de J.-E.-T. Aitchison et G. Capus. En effet, M. Aitchison a rapporté de la vallée du Kuram, dans la région de Caboul, trois espèces caractéristiques décrites (1) sous les noms d'*A. Munroanum* Ait. et Hemsl., voisin des *A. Echinus* et *Libanoticum; A. leptostachyum* Ait. et Hemsl., voisin d'*A. tragacanthinum; A. Calocephalum* Ait. et Hemsl., voisin d'*A. bracteatum*. Ces découvertes accentuent ce fait, aisément saisissable sur la carte de Bunge : la réunion dans la région de Caboul, de représentants des principaux groupes du genre.

M. G. Capus a rapporté de Djizak, entre Taschkent et Samarkand, dans le Turkestan, de beaux exemplaires de cet *A. setiferum* Bge, dont Bunge avait fait une section à part sur un échantillon rapporté de la même région par Sewerzow. Cette situation d'une espèce si divergente du type *Acantholimon* se trouve absolument en dehors de l'aire de Bunge, et ce fait est à noter, car j'aurai plus loin à en faire ressortir l'importance.

En résumé les *Acantholimon* ont une aire relativement restreinte et tous sont asiatiques, sauf une espèce, *A. Echinus*, qui est en partie européenne (2). Trois espèces seulement ont des représentants en des points assez éloignés les uns des autres, toutes les autres sont absolument localisées.

Limoniastrum. — Les espèces du genre *Limoniastrum* sont au nombre de trois, et toutes sont caractéristiques de la région méditerranéenne. Seul le *L. monopetalum* a des représentants en Europe; les autres espèces sont africaines.

(1) *On the Flora of the Kuram Valley, etc., Afghanistan*, by J. E. T. Aitchison (*The Journal of Linnean Society*, XVIII, 1881, p. 76).

(2) D'après M. de Tchihatcheff (*Études sur la végétation des hautes montagnes de l'Asie Mineure et de l'Arménie*, dans le *Bull. Soc. bot. de France*, VI, 1857, p. 863), l'*Acantholimon Kotschyi* Boiss. et l'*Ac. androsaceum* Boiss., var. *majus* Boiss., se trouveraient en Grèce. Je n'ai vu aucun échantillon de la première espèce provenant de cette contrée; la seconde n'est autre que *Ac. Echinus* L.

Le *L. monopetalum* se rencontre en Espagne, et, fait digne de remarque, il a été trouvé dans les Algarves, c'est-à-dire sur le littoral de l'océan Atlantique, par Welwitsch et Bourgeau. Dans la Méditerranée on le trouve sur le littoral espagnol, à l'île Sainte-Lucie, près Narbonne en France, en Sicile et en Italie. En Afrique, Schousboe (1869) en a rapporté de Tanger, et le fait est d'autant plus remarquable qu'on n'en trouve pas sur le littoral algérien. « Cette Plombaginée frutescente, dit M. E. Cosson (1), qui n'existe pas en Algérie, est assez répandue sur le littoral [tunisien] et dans les terrains salés, où elle forme des touffes basses et déprimées couvertes de fleurs. » Et depuis la Tunisie jusqu'en Tripolitaine, en Cyrénaïque, en Égypte, le *L. monopetalum* est assez abondant.

Le *L. Guyonianum* est, lui, une espèce de l'intérieur; jamais il ne se rencontre sur le littoral. On le trouve en Algérie, dans la région saharienne, et depuis Biskra jusqu'au seuil de Gabès, en Tunisie et dans le Fezzan, il abonde dans les régions salées.

Le *L. Feei* est également une plante de l'intérieur et des terrains salés. Il se trouve depuis le Maroc jusqu'en Tunisie et en Cyrénaïque.

Je dois à M. le docteur Bonnet des renseignements intéressants sur la végétation des *Limoniastrum* (2).

Tandis que le *L. monopetalum* est une espèce exclusivement littorale, le *L. Guyonianum* est au contraire une espèce désertique qu'on ne trouve jamais sur le littoral. C'est dans les terrains salés des bords des chotts et des sebkhas que se plaît cette dernière espèce. Sa base est entourée d'un petit monticule de sable que le vent a amoncelé, ou bien provenant d'un

(1) *Forêts, bois et broussailles des principales localités de la Tunisie, explorées en* 1883 *par la Mission botanique*, par E. Cosson. Paris, Imp. nat., 1884, p. 22.

(2) Je prie M. le Dr Bonnet, membre de la Mission botanique en Tunisie, de vouloir bien accepter mes remercîments pour les précieux documents qu'il m'a fournis sur la distribution géographique des Plombaginacées dans le nord de l'Afrique.

sol qui a été tout autour désagrégé par le vent et l'eau. La surface du sol est généralement recouverte d'une croûte cristalline de sel déposé par évaporation. Il arrive qu'en creusant avec la main, ou bien que le sabot d'un cheval écrasant la croûte de sel, le trou ainsi fait se remplisse aussitôt d'eau filtrant à travers le sable. Le *L. Guyonianum* a donc presque toujours, dans ces conditions, sa racine dans un sol imbibé d'eau. D'autres fois, si l'eau n'est pas immédiatement sous la croûte de sel, la plante enfonce sa racine jusqu'à 1 ou 2 mètres dans le sol à la rencontre d'une de ces nappes souterraines si fréquentes dans ces régions. Cette espèce enfin ne se trouve jamais en compagnie d'autres Plombaginacées; le plus souvent même elle forme à elle seule la végétation des régions désertiques.

Quant au *L. Feei*, on le rencontre dans des conditions à peu près analogues, mais jamais dans les mêmes endroits.

Ces espèces ont toutes leurs feuilles et les jeunes rameaux revêtus d'un épais encroûtement calcaire produit par le fonctionnement des organes de Licopoli.

PLUMBAGO. — On peut dire d'une manière générale que les *Plumbago* sont des plantes intertropicales. En effet, à part deux espèces herbacées, *Pl. Europæa* et *micrantha*, qui atteignent et dépassent au nord le 45e degré, toutes restent comprises entre le 40e degré nord et 40e degré sud. Dans cette zone, ils s'étendent sur l'ancien et le nouveau monde et dans les îles du Pacifique. Ils aiment les régions chaudes et humides, et paraissent rechercher le voisinage de l'homme. Cinq espèces sont absolument localisées en des points restreints. Ce sont: *Pl. aphylla*, à Madagascar; *Pl. tristis*, au Cap; *Pl. abyssinica*, en Abyssinie; *Pl. micrantha*, dans l'Altaï; *Pl. Larpentæ*, en Chine.

Les autres espèces, bien que cantonnées quelquefois dans une région, ont néanmoins une aire plus vaste. Une enfin paraît ubiquiste : c'est le *Pl. zeylanica*. On le trouve dans toute l'Asie australe, depuis la Perse jusqu'en Chine, dans

les îles océaniques (Java, Timor, côtes nord de l'Australie, îles Andamans, Sandwich, Hawaï, Taïti, Nouvelle-Calédonie); en Afrique (Cap-Vert, Sénégal, Guinée, Cordofan, Abyssinie, Zanzibar, le Cap, la Réunion). On ne le regarde ordinairement pas comme Américain; mais je serais fort tenté de n'établir entre lui et le *Pl. scandens*, propre à l'Amérique centrale et méridionale, aucune distinction, et de réunir en une seule ces deux espèces (1). Ainsi comprise, cette espèce se trouverait donc répandue dans toute la zone intertropicale du globe.

Le *Pl. Europæa* est spécial à la région méditerranéenne : il s'avance en Asie jusqu'en Perse et au Kurdistan, mais ses localités préférées sont la région méditerranéenne espagnole et française, la Corse, l'Italie, la Sardaigne, la Sicile, la Dalmatie, la péninsule hellénique, la Turquie d'Europe (2), l'Asie Mineure, le Caucase, le Maroc, l'Algérie et la Tunisie.

L'origine du *Pl. rosea* L., que l'on rencontre dans l'Asie méridionale (Bengale, Cambodge, Cochinchine), à Java, dans les Philippines et les Célèbes, paraît encore douteuse pour certains auteurs (3). Je pense qu'on peut regarder les Philippines et les Célèbes comme la patrie de cette espèce.

Le *Pl. capensis* est spécial à l'Afrique australe (le Cap et Zanzibar).

Enfin, trois espèces seraient spéciales à l'Amérique. Mais

(1) C'est Linné qui a créé ces deux espèces, *Pl. zeylanica* et *scandens*. Depuis, les auteurs les ont maintenues distinctes. Pour moi, je ne vois entre elles aucune différence caractéristique, si ce n'est leur provenance. Or on sait combien peu de valeur ont les espèces distinguées géographiquement, aussi, dans une monographie spécifique, n'hésiterais-je pas à les réunir en une seule.

(2) De Tchihatcheff, dans le *Bulletin de la Société botanique de France*, t. IV, 1857, p. 863.

(3) J. D. Hooker, dans *The Flora of British India*, II, 481, s'exprime ainsi : « Valleys in Sikkim and Kasia wild? India, often cultivated; Thwaites thinks not wild in Ceylon; Kurz thinks not wild in Birma. — Distrib. South-east Asia, cultivated. — Althogether ressembling *Pl. zeylanica*, and perhaps only a cultivated variety of it. » J'ajouterai à cela le renseignement suivant, qui m'a été fourni par M. Godefroy-Lebœuf, qui a parcouru le Cambodge avec M. le Dr Harmand : le *Pl. rosea* se rencontre toujours, dans cette région, au voisinage des temples, pagodes, habitations, en un mot, dans des stations qui font douter de la spontanéité de la plante en ces endroits.

nous venons de voir ce qu'il fallait penser du *Pl. scandens* L., qui se rencontre depuis le Mexique jusqu'à Rio de Janeiro, dans les Antilles et les îles Galapagos. Restent donc le *Pl. pulchella*, propre au Mexique, et le *Pl. cœrulea*, qui croît depuis le Mexique jusque dans les Andes de Bolivie et le Pérou.

On voit donc que le *Pl. zeylanica*, réuni au *Pl. scandens*, forme la seule espèce réellement sporadique du genre. Après elle viendraient, comme communes à des régions moins étendues, le *Pl. europœa* et le *Pl. rosea*. Enfin, les huit espèces *Pl. micrantha*, *Larpentæ*, *Abyssinica*, *capensis*, *tristis*, *aphylla*, *cœrulea*, *pulchella*, peuvent être regardées comme vraiment spéciales.

Vogelia. — Le genre *Vogelia* compte quatre espèces localisées en des points différents. Jusqu'ici on a trouvé *V. africana*, au cap de Bonne-Espérance; *V. pendula*, dans l'île de Socotora; *V. arabica*, dans le sud de l'Arabie, à Mascate; enfin, *V. indica*, dans l'île de Socotora et sur la côte de Malabar.

Ce genre, très voisin des *Plumbago*, se trouve donc tout entier compris dans leur aire. De ses quatre espèces trois sont réunies vers le même point, une seule s'en écarte, et il est remarquable de la trouver au cap de Bonne-Espérance, sans aucune liaison apparente avec les autres.

Les conditions d'existence de ces plantes paraissent être différentes de celles des *Plumbago*, comme l'indique leur port: leurs feuilles plus petites, plus épaisses, plus rares, leur tige cannelée et pourvue de poils plus abondants, dénotent des plantes vivant dans des régions sinon plus chaudes, du moins plus sèches.

CHAPITRE II. — AIRE DE LA FAMILLE.

§ 1er. — L'aire de la famille.

Il est maintenant facile, par un simple coup d'œil jeté sur la carte, de se rendre compte de l'aire de la famille. Tous les genres sont groupés les uns près des autres, de telle sorte que l'aire de l'un renferme des représentants d'un ou de plusieurs autres. Cette aire s'étend sur les parties des trois contrées de l'ancien monde qui entourent le bassin méditerranéen et dans toute cette région de plaines basses et plus ou moins salées qui forment le centre de l'Asie. De ce centre général, les espèces semblent s'être dispersées : vers l'Occident, tout le long des côtes de l'Atlantique et de là ont dû passer en Amérique; vers le Sud-Ouest, par les rives de la mer Rouge pour atteindre la pointe australe de l'Afrique; vers l'Orient, jusqu'en Chine, au Japon et de là, par le littoral et les îles, jusqu'en Australie. Dans cet habitat, les espèces sont presque toutes spéciales puisque sur un total de 267 espèces que j'ai pu vérifier, comme je l'ai dit plus haut, j'en ai trouvé 40 seulement de communes à plusieurs régions, c'est-à-dire un peu moins de 1/6. Pour le genre *Statice* qui a le plus d'espèces, on en trouve juste 1/4 de communes et 3/4 de localisées en des points bien limités.

Le tableau récapitulatif suivant, établi sur des chiffres qu'il m'a été possible de déterminer d'une façon certaine, va permettre de se rendre un compte exact de la dispersion des espèces sur le globe.

TABLEAU GÉNÉRAL DE LA DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DES PLOMBAGINACÉES.

GENRES.	ESPÈCES PROPRES.						ESPÈCES COMMUNES.								TOTAL général des espèces.
	Europe.	Asie.	Afrique.	Amérique.	Océanie.	TOTAL.	Europe, Asie.	Europe, Afrique.	Asie, Afrique.	Europe, Asie, Afrique.	Asie, Océanie.	Afrique, Océanie.	Asie, Afrique, Océanie.	TOTAL.	
Ægialitis.....	»	1	»	»	1	2	»	»	»	»	»	»	»	»	2
Armeria.....	31	2	2	4	»	39	»	3	»	»	»	»	»	3	42
Statice.....	21	31	30	4	1	90	9	14	2	5	»	»	»	30	120
Acantholimon.....	»	83	»	»	»	83	1	»	»	»	»	»	»	1	84
Limoniastrum.....	»	»	2	»	»	2	»	1	»	»	»	»	»	1	3
Plumbago.....	»	1	4	3	»	8	»	»	1	1	1	»	1	4	12
Vogelia.....	»	2	1	»	»	3	»	»	1	»	»	»	»	1	4
Totaux indiquant le nombre des espèces propres et communes pour chaque région.	52	123	39	11	2	227	10	18	4	6	1	»	1	40	267

Ce tableau, on le voit, donne le nombre des espèces communes et propres à chacune des grandes contrées du globe. Pour avoir le nombre total des espèces de chaque contrée, il suffit d'additionner les chiffres des espèces propres et des espèces communes. Je dois faire une remarque au sujet des chiffres donnés pour les espèces de *Plumbago* que j'ai dû prendre d'une manière absolue et qui pourraient tout d'abord paraître inexacts à cause de l'ubiquité de certaines espèces. Ainsi on voit dans la colonne des espèces communes à l'Asie et l'Afrique une seule espèce notée alors qu'il y en a deux réellement; c'est que la seconde espèce est commune à l'Europe, l'Asie et l'Afrique et se trouve notée dans cette dernière colonne. De même il existe deux espèces communes à l'Asie et l'Océanie, dont l'une est en même temps commune à l'Afrique et qui, par cela même, se trouve portée dans la colonne des espèces communes à ces trois contrées.

§ 2. — Résultats généraux.

Les Plombaginacées sont des plantes en général des régions tempérées, susceptibles néanmoins de s'adapter à des températures excessives de chaud ou de froid. On constate alors ce fait qui ne souffre jusqu'à un certain point d'exception que pour les espèces des montagnes, qu'en remontant vers le Nord, les espèces perdent leur éclat, deviennent plus herbacées et sont pourvues d'un nombre moins considérable d'organes de Licopoli. Au contraire vers l'équateur on peut constater trois modifications principales d'adaptation, répondant à des régions différentes. Dans l'Afrique occidentale, les espèces se font remarquer par leur nature herbacée, leurs feuilles larges et nombreuses, leurs tiges plus ou moins largement ailées et une diminution dans le nombre des organes de Licopoli correspondant à une plus grande abondance de poils épidermiques. Dans l'Afrique orientale au contraire, les espèces sont plus ligneuses, suffrutescentes, à feuilles moins nombreuses et plus étroites, à tiges ramifiées et à

organes de Licopoli excessivement nombreux. Enfin dans toute la région intertropicale les *Plumbago* se montrent comme sarmenteux, à tiges grêles et pourvues d'un parenchyme chlorophyllien abondant, à feuilles plus ou moins rares et persistantes, en un mot réalisant le type des plantes semi-aphylles des régions chaudes. Quant aux autres nombreuses espèces des régions basses et salées, elles ont pour caractère uniforme la rosette de feuilles radicales se flétrissant pendant l'été au moment de la floraison, un scape caduc, un nombre moyen d'organes de Licopoli et une absence presque complète de poils. Pour les espèces des montagnes, on trouve des modifications analogues, mais influencées par l'altitude et l'exposition et non plus par la latitude.

On comprend donc maintenant que ces modifications morphologiques externes aient un retentissement considérable sur la structure interne et soient la cause prochaine de la variation de cette structure.

Si l'on cherche à comparer dans l'aire générale l'aire des genres, on obtient des faits intéressants sur l'ancienneté relative et probable de chacun d'eux et de la famille entière. Je ne sais si un grand nombre d'espèces pour un genre peut plaider en faveur de son ancienneté, mais je constate que le genre *Statice*, qui a le plus grand nombre d'espèces, se présente avec des types bien divers, différemment acclimatés, localisés en des milieux distincts et dénotant par cela même une tendance évolutive, ce qui est bien le caractère d'un groupe primitif. De plus ce genre est le seul de la famille dont certains types offrent des analogies et des affinités manifestes avec plusieurs autres genres et cela dans des localités où justement se rencontrent les types les moins nets de ces genres. C'est ainsi, je l'ai déjà fait remarquer, qu'il existe des *Goniolimon* en Asie dans le Turkestan, notamment *Statice Kaufmanniana* Regel, espèce à feuilles acéreuses, non loin de la région où j'ai signalé l'*Acantholimon setiferum* Bge, espèce à feuilles planes bien qu'acéreuses et à stigmates capités, caractères qui l'éloignent des *Acantholimon* pour la rapprocher étroite-

ment des *Statice* du groupe *Goniolimon*. Ainsi on trouve en Cyrénaïque et en Égypte, à côté du *Limoniastrum*, *Statice axillaris*, dont les feuilles épaisses, charnues, pourvues d'un nombre considérable d'organes de Licopoli, et les fleurs roses en font sa voisine immédiate. Ainsi encore au Maroc et dans les îles de l'Afrique occidentale sont plusieurs espèces de *Statice*, *S. fallax*, *mucronata*, *Brunneri*, *pectinata*, dont le port, les feuilles très embrassantes et les inflorescences partant de l'aisselle des feuilles offrent la plus grande analogie avec certains *Plumbago*. Enfin le fait que, seule, l'aire des *Statice* est en rapport immédiat avec les aires de tous les autres genres est encore un argument en faveur de l'opinion que je viens d'émettre. Le centre probable d'apparition des *Statice* me paraît être une région qui s'étendrait sur la Méditerranée actuelle suivant une ligne allant de Tunisie à la mer Noire et à la Russie méridionale. Cette hypothèse s'appuie sur la présence des *Goniolimon* dans le nord de l'Afrique et à l'autre extrémité de la ligne dans la Russie méridionale. Enfin la disposition respective de certains types par rapport à cette ligne supposée n'est pas sans intérêt. En effet, tandis qu'à l'occident de cette ligne on rencontre le plus d'espèces littorales de *Statice*, à l'orient les espèces terrestres sont en plus grand nombre. Tous les *Limoniastrum* se trouvent à l'occident, tandis que les types qui offrent le plus d'analogie avec eux, les *St. axillaris*, *arabica*, *cylindrifolia*, etc., se trouvent à l'orient. Les *Armeria*, plantes montagnardes, sont presque toutes cantonnées à l'occident avec leur centre en Espagne, et elles ont pour pendant à l'orient les *Acantholimon*, également plantes de montagnes et localisées dans les régions élevées de la Perse et de l'Afghanistan. Il y a dans ces diverses situations un parallélisme qu'on ne saurait méconnaître et qui est pour le moins singulier si, l'on ne veut voir en lui que l'effet d'une simple coïncidence.

Ce ne serait pas trop se hasarder, je pense, de conclure de ces faits à l'existence des *Statice* à une époque antérieure à celle de la formation de la Méditerranée actuelle. La présence

des mêmes espèces sur les rivages du nord et du sud de cette mer ne peut avoir d'autre explication. Les données paléontologiques font, il est vrai, défaut pour confirmer cette hypothèse, puisqu'on n'a pas, jusqu'à présent du moins, trouvé d'empreinte végétale qui puisse se rapporter à une Plombaginacée quelconque; mais la distribution géographique actuelle est, il me semble, suffisamment explicite.

Quant aux autres genres de la famille, il est plus difficile d'en établir l'ancienneté relative. Si quelques-uns en effet sont d'un degré d'organisation plus parfait que les *Statice*, d'autres sont moins élevés et sembleraient par suite antérieurs. Cela tient sans doute à ce que dans leur adaptation, certains types ont trouvé les conditions nécessaires et favorables à leur évolution, tandis que d'autres par suite de circonstances défavorables ont subi une régression.

En résumé la dispersion géographique nous indique que nous sommes ici en présence d'une famille de plantes dont l'origine est certainement antérieure à la formation de la mer Méditerranée et qui est actuellement en voie d'extension.

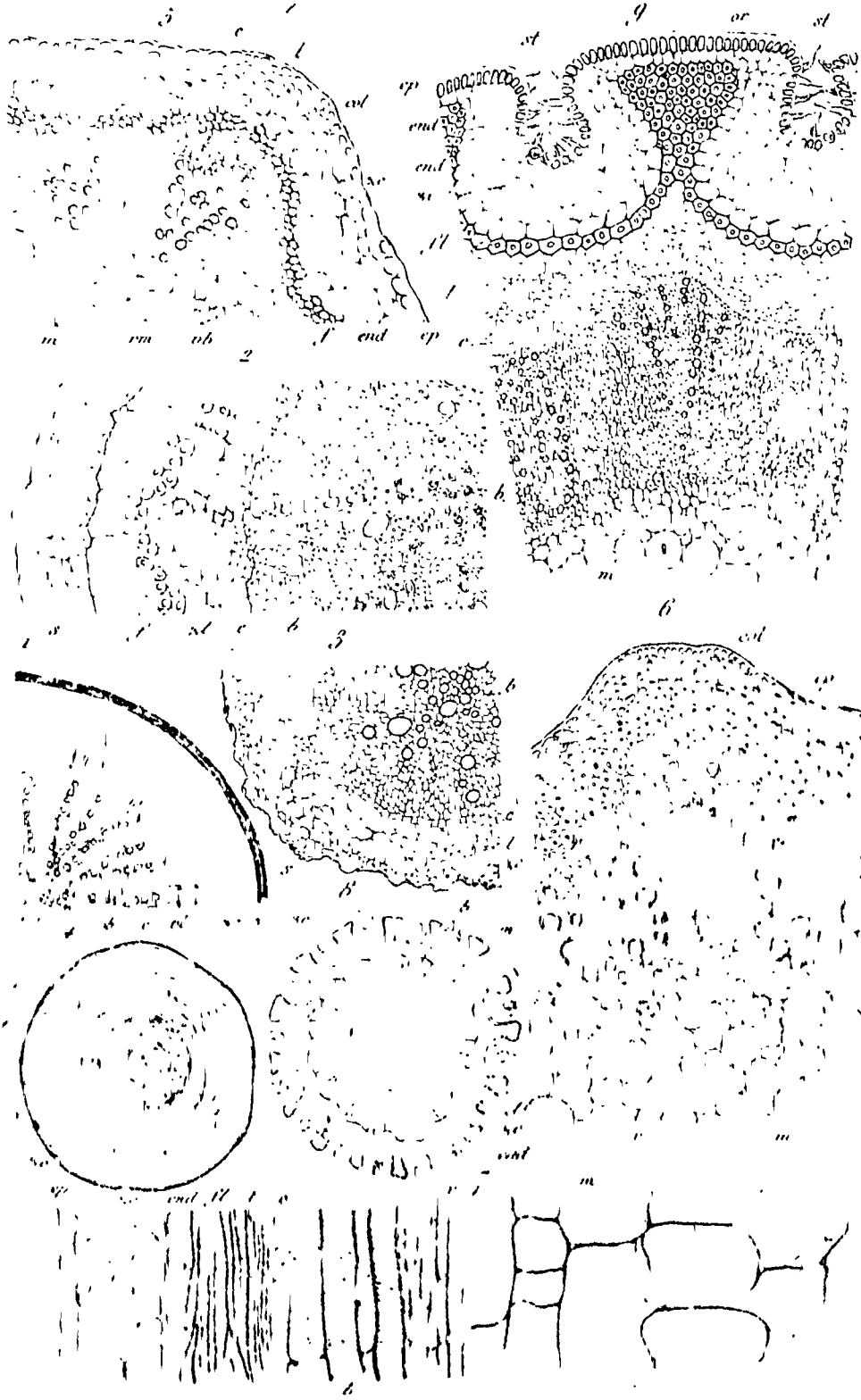
EXPLICATION DES FIGURES

LETTRES COMMUNES

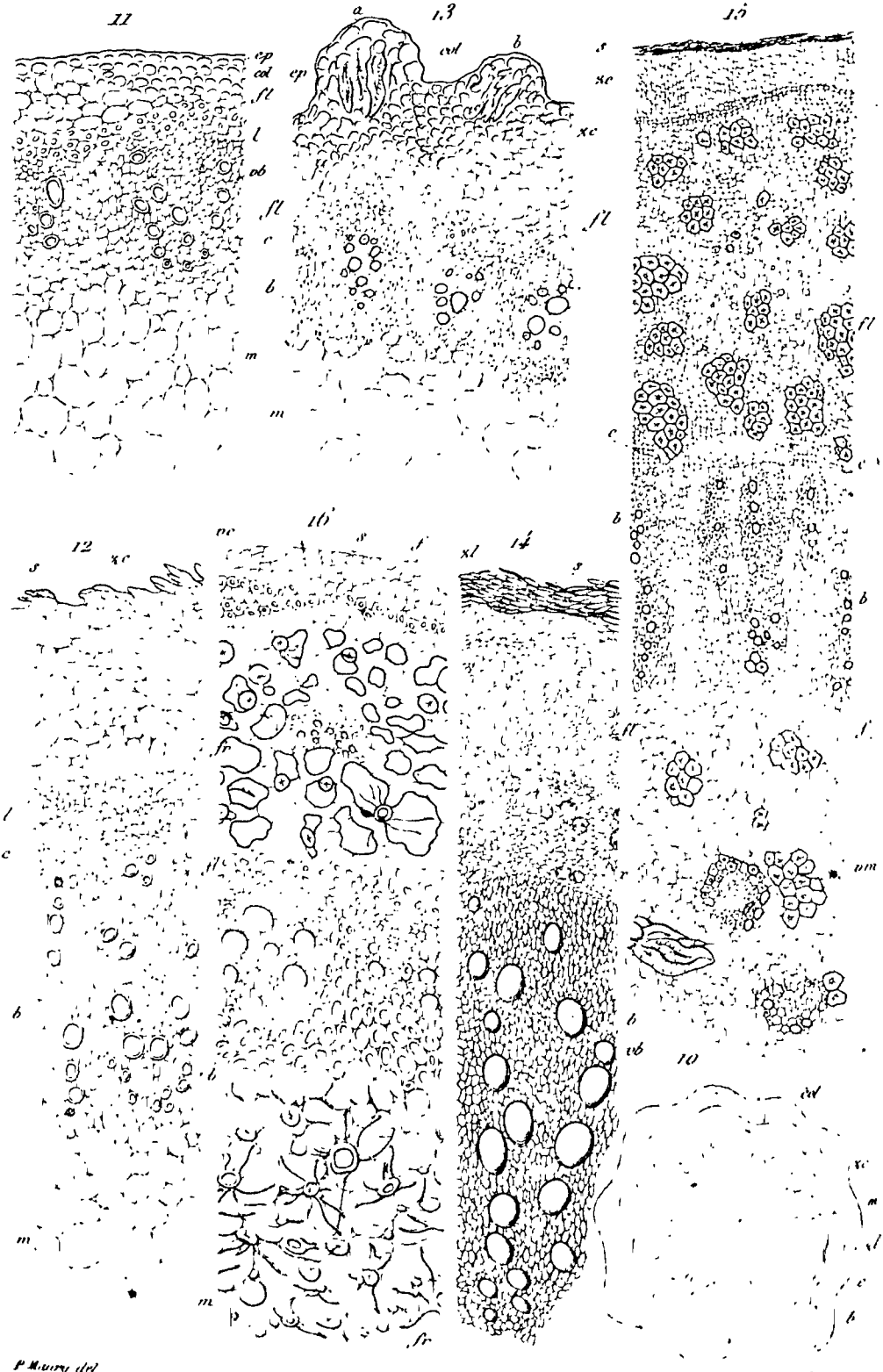
ep, épiderme.
col, collenchyme.
s, suber.
zc, zone corticale.
end, endoderme.
c, cambium.
l, liber.
b, bois.
m, moelle.
v, faisceau vasculaire (*vl*, faisceau libérien; *vb*, faisceau ligneux).
f, fibre.
rm, rayon médullaire.
st, stomate.
or, organe de Licopoli.

PLANCHE I.

Fig. 1. Aspect de la coupe transversale d'une racine âgée de *Plumbago europæa*. — *s*, suber; *zc*, zone corticale; *vl*, faisceau libérien; *c*, cambium;



Organisation des Plumbaginacées.



Organisation des Plombaginacées.

vb, faisceau ligneux formé de vaisseaux en files radiales entourés d'éléments lignifiés; *rm*, rayon médullaire.

Fig. 2. Coupe transversale d'une racine de *Plumbago capensis*. — Toute la zone corticale est subérifiée, *s*; dans la zone libérienne *zl*, on trouve un anneau interrompu de fibres sclérifiées *f* (gr. 80).

Fig. 3. Coupe transversale d'une racine âgée de *Plumbago Larpentæ*. — Mêmes lettres que ci-dessus. Aucun élément sclérifié, ni dans la zone libérienne, ni dans le bois (gr. 90).

Fig. 4. Aspect de la coupe transversale d'une racine de *Statice lychnidifolia*. — Le bois *b* forme un massif central composé de plusieurs zones concentriques; dans la zone libérienne, paquets de fibres sclérifiées *f*, en anneau autour du cambium *c*.

Fig. 5. Coupe transversale d'une tige adulte de *Plumbago micrantha*. — *ep*, épiderme; *col*, collenchyme formant l'un des angles de la tige; *zc*, zone corticale; *end*, endoderme; *f*, fibres à parois très peu épaissies formant un anneau continu; *l*, liber; *vb*, faisceaux ligneux, à vaisseaux disposés en V et éléments très peu lignifiés; *rm*, rayon médullaire; *m*, moelle (gr. 40).

Fig. 6. Coupe transversale d'une tige adulte de *Plumbago europæa*. — Le parenchyme à chlorophylle de la zone corticale *zc* est interrompu aux angles par du collenchyme *col;* les fibres de la zone libérienne *fl*, très épaissies, forment un anneau continu; les faisceaux ligneux sont séparés, à vaisseaux disposés en U et à éléments lignifiés; *x*, une cellule sécrétrice (gr. 40).

Fig. 7. Coupe longitudinale de la même tige. — Mêmes lettres que ci-dessus (gr. 80).

Fig. 8. Aspect de la coupe transversale d'une tige âgée de *Plumbago aphylla*. — La zone corticale est constituée par le parenchyme à chlorophylle *zc*, compris entre deux dents consécutives.

Fig. 9. Coupe transversale de la même tige, grossie. — L'endoderme *end*, situé sous la zone corticale *zc* dans chaque dépression, est placé contre l'épiderme, à la partie externe de chaque dent; le centre de chaque dent est occupé par un faisceau de fibres très épaissies de la zone libérienne; dans les dépressions, l'épiderme est muni de poils, de stomates *st* et d'organes de Licopoli *or* (gr. 120).

Planche II.

Fig. 10. Aspect de la coupe transversale d'une tige de *Plumbago scandens*. — Mêmes lettres que ci-dessus.

Fig. 11. Coupe transversale d'une tige de *Plumbago Larpentæ*. — Même disposition que dans le *Pl. europæa*, avec un moins grand épaississement du prosenchyme ligneux (gr. 90).

Fig. 12. Coupe transversale d'un rhizome de *Plumbago Larpentæ*. — Aucun élément scléreux (gr. 80).

Fig. 13. Coupe transversale d'une tige âgée de *Vogelia abyssinica*. — Mêmes

lettres que plus haut. En *a* et *b*, deux paquets de fibres sclérifiées dans la zone corticale, produisant une saillie à la surface de la tige (gr. 110).

Fig. 14. Coupe transversale d'une racine âgée de *Statice sinuata*. — Dans la zone libérienne *zl*, gros paquets de fibres à parois peu épaissies *fl*; *x*, cellules sécrétrices dans la zone libérienne; *vb*, gros vaisseaux ligneux (gr. 80).

Fig. 15. Coupe transversale d'une tige âgée de *Statice Limonium*. — *s*, suber; *zc*, zone corticale; *zl*, zone libérienne avec un grand nombre de paquets de fibres très épaissies *fl*; *c*, cambium; *b*, bois formé de vaisseaux disposés en files et entourés d'éléments à parois lignifiées; *m*, moelle; *fm*, paquet fibreux dans la moelle; *vm*, faisceau libéro-ligneux concentrique médullaire (gr. 90).

Fig. 16. Coupe transversale d'une tige d'*Ægialitis annulata*. — *s*, suber; *f*, anneau fibreux en dedans du suber; *vc*, faisceau libéro-ligneux cortical; *fl*, anneau fibreux de la zone libérienne; *b*, bois formé de faisceaux à gros vaisseaux entourés en dedans par du parenchyme fortement lignifié; *m*, moelle; *fr*, cellules fibreuses ramifiées de l'écorce et de la moelle (gr. 60).

Planche III.

Fig. 17. Aspect de la coupe transversale d'une tige de *Statice Limonium*. — Mêmes lettres que plus haut, fig. 15.

Fig. 18. Un paquet de fibres de la zone libérienne de *Statice Limonium*, vu en coupe longitudinale (gr. 30).

Fig. 19. Coupe transversale d'un faisceau fibreux semblable au précédent (gr. 30).

Fig. 20. Prosenchyme ligneux d'une racine de *Statice Kaufmanniana*, en coupe longitudinale. — *a*, *b*, *c*, *d*, fibres à divers degrés d'épaississement (gr. 130).

Fig. 21. Parenchyme cortical d'une racine de *Statice Kaufmanniana*, en coupe longitudinale. — *a*, *b*, cellules à divers degrés d'épaississement (gr. 130).

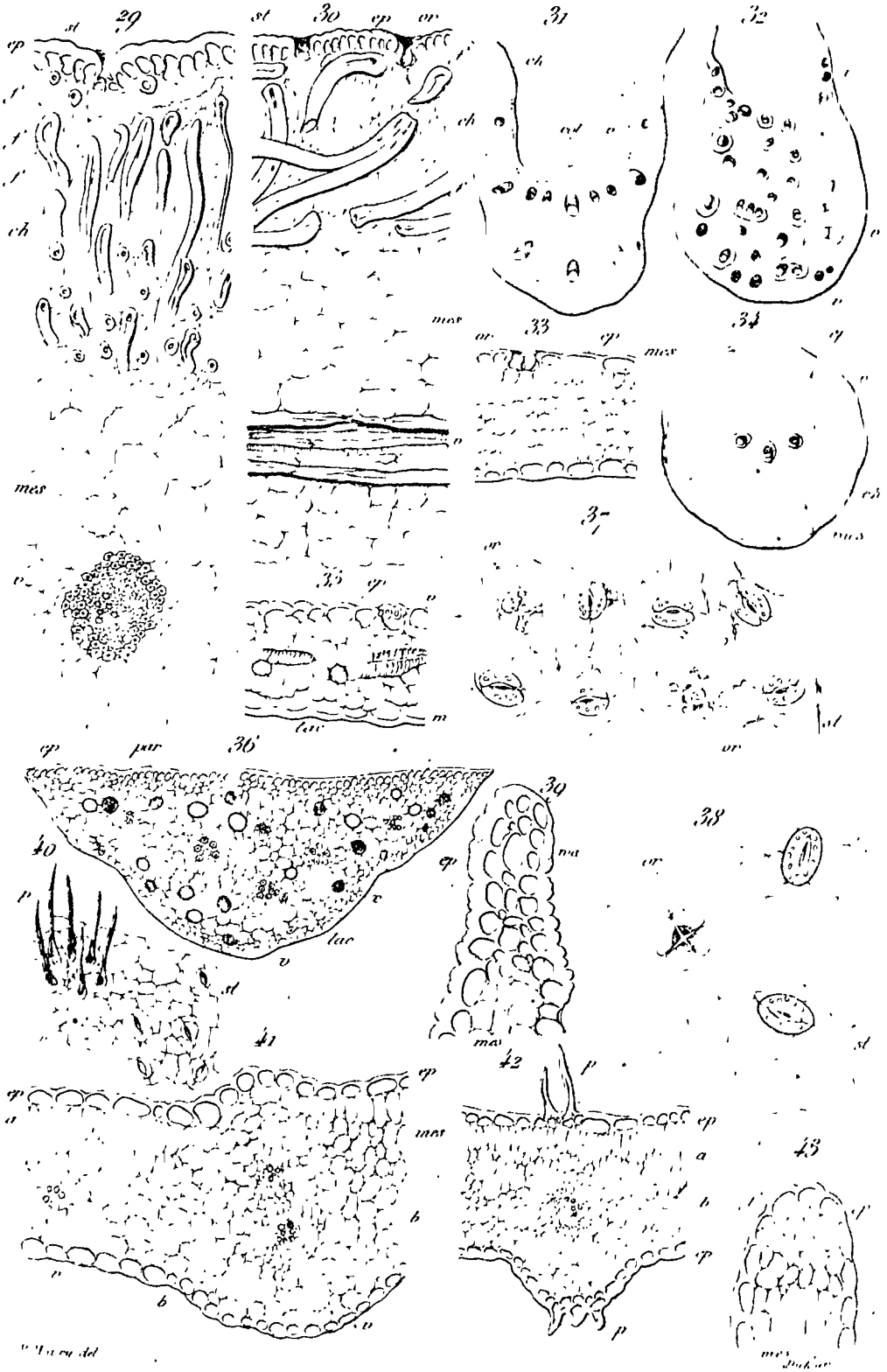
Fig. 22. Une fibre ramifiée de la moelle d'*Ægialitis annulata*, en coupe longitudinale (gr. 30).

Fig. 23. Une fibre semblable en coupe transversale (gr. 30).

Fig. 24. Coupe transversale d'un scape de *Statice sinuata*. — *ep*, épiderme; *zc*, zone corticale formée de parenchyme à chlorophylle; *end*, endoderme *zf*, zone de fibres fortement épaissies; *v*, faisceau libéro-ligneux du cercle externe; *fl*, fibres libériennes du faisceau libéro-ligneux du cercle interne; *c*, cambium du même faisceau; *vb*, faisceau ligneux; *m*, moelle (gr. 80).

Fig. 25. Aspect de la coupe transversale d'un scape de *Statice Limonium*. — *ep*, épiderme; *zc*, zone corticale présentant une couche externe à chlorophylle *a*, et une couche interne *b*, sans chlorophylle; *zf*, zone fibreuse; *vc*, faisceau libéro-ligneux cortical; *v*, *v'*, *v''*, etc., faisceaux libéro-ligneux de plusieurs cercles concentriques; *m*, moelle.

Organisation des Plombaginacées.



Organisation des Plombaginacées.

Fig. 26. Aspect de la coupe transversale d'un scape de *Statice Dodartii*. — *ep*, épiderme; *zc*, zone corticale à chlorophylle; *zf*, zone fibreuse; *v*, faisceaux libéro-ligneux du cercle externe et *v'* du cercle interne; *m*, moelle.

Fig. 27. Coupe transversale d'une tige âgée d'*Armeria plantaginea*. — *s*, suber; *zl*, zone libérienne avec paquets de fibres *fl*; *b*, bois formé de vaisseaux disposés en files radiales et entourés de quelques éléments lignifiés, avec paquets scléreux vers la moelle; *m*, moelle; *fm*, paquets fibreux dans la moelle (gr. 60).

Fig. 28. Aspect de la coupe transversale d'une tige âgée d'*Acantholimon glumaceum*. — *s*, suber; *zl*, zone libérienne parenchymateuse; *b*, un des secteurs du massif ligneux à zones concentriques d'accroissement, avec paquets fibreux sur ses bords *f*; *m*, moelle.

Planche IV.

Fig. 29. Coupe transversale d'une feuille de *Statice cylindrifolia*. — *ep*, épiderme; *st*, stomate; *f*, fibres allongées dans le parenchyme à chlorophylle *ch*; *mes*, mésophylle; *v*, faisceau libéro-ligneux entouré d'une gaine de fibres scléreuses (gr. 120).

Fig. 30. Coupe longitudinale de la même feuille. — Mêmes lettres que précédemment (gr. 120).

Fig. 31. Aspect de la coupe transversale d'un pétiole de *Plumbago scandens*. — *col*, collenchyme; *ch*, parenchyme à chlorophylle; *v*, faisceau libéro-ligneux.

Fig. 32. Aspect de la coupe transversale d'un pétiole de *Statice elata*. — Les faisceaux libéro-ligneux *v*, *v'*, *v''*, enveloppés complètement par une gaine scléreuse, paraissent disséminés sans ordre.

Fig. 33. Coupe transversale d'une feuille de *Plumbago europæa*. — *ep*, épiderme; *or*, organe de Licopoli; *mes*, mésophylle homogène (gr. 80).

Fig. 34. Aspect de la coupe transversale d'une feuille de *Statice cylindrifolia*. — Mêmes lettres que ci-dessus.

Fig. 35. Coupe transversale d'une feuille de *Plumbago aphylla*. — *ep*, épiderme; *mes*, mésophylle; *lac*, lacunes aérifères; *v*, vaisseaux (gr. 80).

Fig. 36. Coupe transversale d'un pétiole de *Plumbago aphylla*. — *ep*, épiderme; *par*, parenchyme homogène; *v*, faisceau libéro-ligneux; *x*, cellules sécrétrices de plumbagin (gr. 80).

Fig. 37. Épiderme inférieur d'une feuille de *Statice Limonium*. — *st*, stomates; *or*, organes de Licopoli. La surface externe de cet épiderme est striée (gr. 90).

Fig. 38. Épiderme supérieur d'une feuille de *Plumbago europæa*. — *st*, stomates; *or*, organes de Licopoli (gr. 120).

Fig. 39. Coupe transversale du bord d'une feuille de *Statice Limonium*. — *ep*, épiderme à cuticule très épaisse; *mes*, mésophylle; *ma*, marge de la

feuille formée par les deux épidermes supérieur et inférieur accolés (gr. 60).

Fig. 40. Lambeau d'épiderme inférieur d'une feuille de *Statice elata*. — *st*, stomates; *or*, organes de Licopoli entourés de poils *p* (gr. 80).

Fig. 41. Coupe transversale d'une feuille de *Plumbago Larpentæ*. — *ep*, épiderme; *v*, faisceau libéro-ligneux; *a*, parenchyme en palissade du côté de la face supérieure; *b*, parenchyme ordinaire dans le reste de la feuille (gr. 60).

Fig. 42. Coupe transversale d'une feuille de *Statice elata*. — *ep*, épiderme; *p*, poils simples formés par développement extérieur d'une cellule épidermique; *v*, faisceau libéro-ligneux pourvu d'un arc scléreux à la face inférieure; *a*, rangée de cellules en palissade; *b*, parenchyme ordinaire contenant de la chlorophylle (gr. 80).

Fig. 43. Coupe transversale du bord d'une feuille de *Plumbago Larpentæ*. — *f*, faisceau fibreux qui court le long du bord; les autres lettres comme ci-dessus (gr. 60).

Planche V.

Fig. 44. Lambeau d'épiderme de *Statice imbricata*, montrant un stomate *st* entaillé dans une cellule à cuticule peu épaisse et à paroi supérieure plissée.

Fig. 45. Lambeau d'épiderme de la face inférieure d'une feuille d'*Armeria plantaginea*. — *or*, organe de Licopoli; *st*, stomate. Les parois des cellules sont épaisses et la cuticule est striée superficiellement (gr. 130).

Fig. 46. Lambeau d'épiderme supérieur d'une feuille de *Statice lychnidifolia*. — *or*, organe de Licopoli; *st*, stomate formé à la suite d'une tripartition de la cellule-mère (gr. 90).

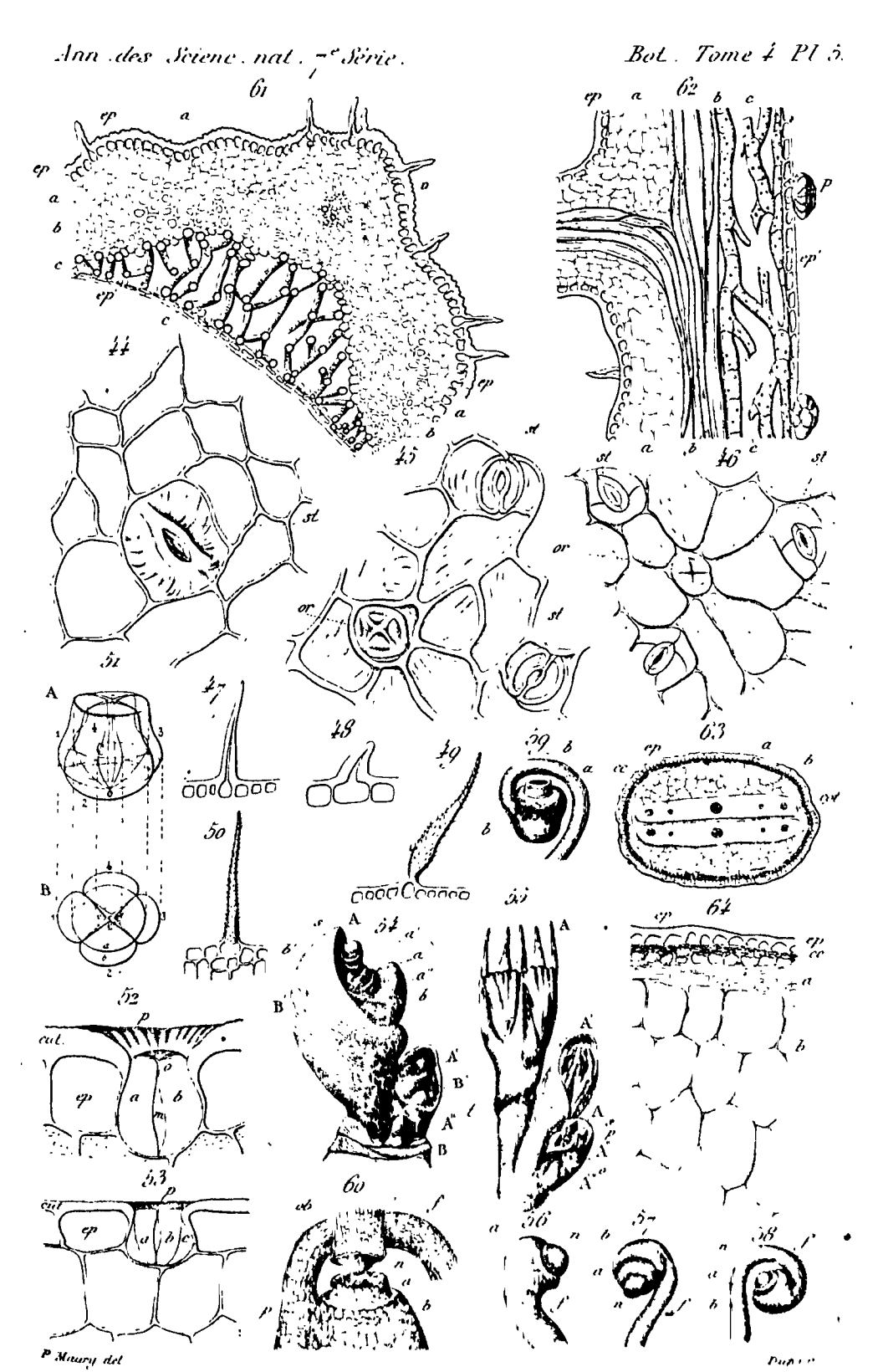
Fig. 47. Poil simple de *Statice elata* (gr. 10).

Fig. 48. Poil peu développé de la tige de *Plumbago aphylla* (gr. 10).

Fig. 49. Poils renflés et pourvus de prolongements cuticulaires superficiels de *Statice puberula* (gr. 5).

Fig. 50. Poil de *Statice sinuata* pourvu de prolongements semblables (gr. 10).

Fig. 51. Figure théorique d'un organe de Licopoli. — A. Organe vu dans une coupe verticale de l'épiderme : *p*, lambeau de cet épiderme montrant le puits au fond duquel est l'orifice de l'organe *c'*; *c*, cavité de l'organe ou méat formé par l'écartement des quatre cellules sécrétrices 1, 2, 3, 4; *o*, partie inférieure de l'organe, point où les quatre cellules restent toujours unies. — B. Organe vu par-dessus (surface supérieure de l'épiderme) : 1, 2, 3, 4, les quatre cellules sécrétrices laissant entre elles le méat *c*; *c'*, angle que forme l'extrémité supérieure d'une cellule à l'orifice de l'organe; *a*, surface d'une cellule (cellule 2) au niveau de la surface de l'épiderme ou au fond du puits, et constituant sa face supérieure; *b*, partie inférieure de la même cellule 2 visible par transparence seulement à travers l'épiderme, lorsque la cellule est à l'état de tension; dans le cas contraire, la cellule laisse cet espace vide, comme on peut le voir figure 53 (voy. ci-dessous). En l'état ordinaire des choses les portions *a* et *c'* de la même cellule peuvent, vues par-dessus, faire croire à l'existence de deux cellules distinctes.



Organisation des Plombaginacées.

Fig. 52. Coupe transversale d'une feuille de *Statice Limonium* montrant un organe de Licopoli. — *cut*, cuticule des cellules épidermiques *ep*; *p*, puits creusé dans la cuticule, au fond duquel se trouve l'orifice *o* de l'organe; *m*, méat formé par l'écartement des cellules sécrétrices *a*, *b*.

Fig. 53. Coupe transversale d'une feuille de *Plumbago Larpentæ*, montrant un organe de Licopoli. — *c*, espace intercellulaire occupé par la cellule sécrétrice correspondant à l'état de tension. Les autres lettres comme ci-dessus.

Fig. 54. Un système d'inflorescence de *Limoniastrum monopetalum* à l'état jeune. — La bractée-mère a été enlevée et a laissé sa trace en B; l'axe primaire, également enlevé, serait situé derrière la figure; B′, bractée latérale, la première apparue, enveloppant l'axe secondaire A; B″, bractée latérale, la seconde apparue, enveloppant l'axe tertiaire A′; A″, axe quaternaire. Chacun de ces axes peut être à son tour considéré comme primaire et devenir le centre d'un nouveau système. C'est ainsi qu'autour de A, on voit d'autres axes *a*, *a′*, *a″*, secondaires, tertiaires, etc., par rapport à lui, enveloppés chacun par des bractées *b*, *b′*, *b″*, secondaires, tertiaires, etc., par rapport à B′. Seuls les axes A et A′ se développent en fleurs (*s*, sépales de la fleur A) et, dans quelques circonstances aussi, les axes *a*, *a′*. L'axe A″ avorte toujours.

Fig. 55. Un jeune système d'inflorescence d'*Armeria plantaginea*. — A, axe primaire du système, né à l'aisselle d'une bractée primaire enlevée, et développé en une fleur dont on voit le talon en *t*; A′ et A″, axes secondaires et tertiaires devenant le point de départ de systèmes secondaires et tertiaires; A‴, axe quaternaire avortant toujours; *s*, sépales; *p*, pétales; *o*, mamelon ovuligène.

Fig. 56. Un tout jeune ovule d'*Armeria plantaginea* présentant un nucelle *n*, et une première saillie *a* qui sera l'enveloppe interne. Cet ovule commence dès ce moment à s'infléchir sur son funicule *f*.

Fig. 57. État plus avancé d'un ovule d'*Armeria plantaginea*. — *n*, nucelle; *a*, enveloppe interne; *b*, enveloppe externe contractant adhérence avec le funicule *f*. Cet ovule est en ce moment parfaitement anatrope, dirigé vers la base de l'ovaire.

Fig. 58. Ovule de *Plumbago capensis* au moment où le funicule *f* se recourbe pour la seconde fois pour diriger le micropyle en haut. — Mêmes lettres que ci-dessus.

Fig. 59. Ovule d'*Armeria plantaginea* aux dernières phases de son développement. Le micropyle, dirigé en haut, est formé seulement par l'enveloppe interne *a*, l'enveloppe externe *b* étant arrêtée dans son développement jusqu'après la fécondation. — *r*, raphé.

Fig. 60. Partie supérieure d'un ovule complètement développé d'*Armeria maritima* montrant la relation de son micropyle avec l'obturateur *ob*, un peu écarté. — *n*, nucelle; *a*, enveloppe interne; *b*, enveloppe externe; *r*, raphé; *f*, funicule ou cordon placentaire.

Fig. 61. Coupe transversale d'un calice de *Plumbago capensis*. — *ep*, épiderme externe; *a*, couche corticale externe de parenchyme ordinaire *b*, couche moyenne formée de fibres à parois peu épaissies et dans laquelle

on trouve les faisceaux vasculaires *v*; *c*, couche interne formée de cellules ramifiées, laissant de vastes lacunes entre elles; *ep'*, épiderme interne (gr. 60).

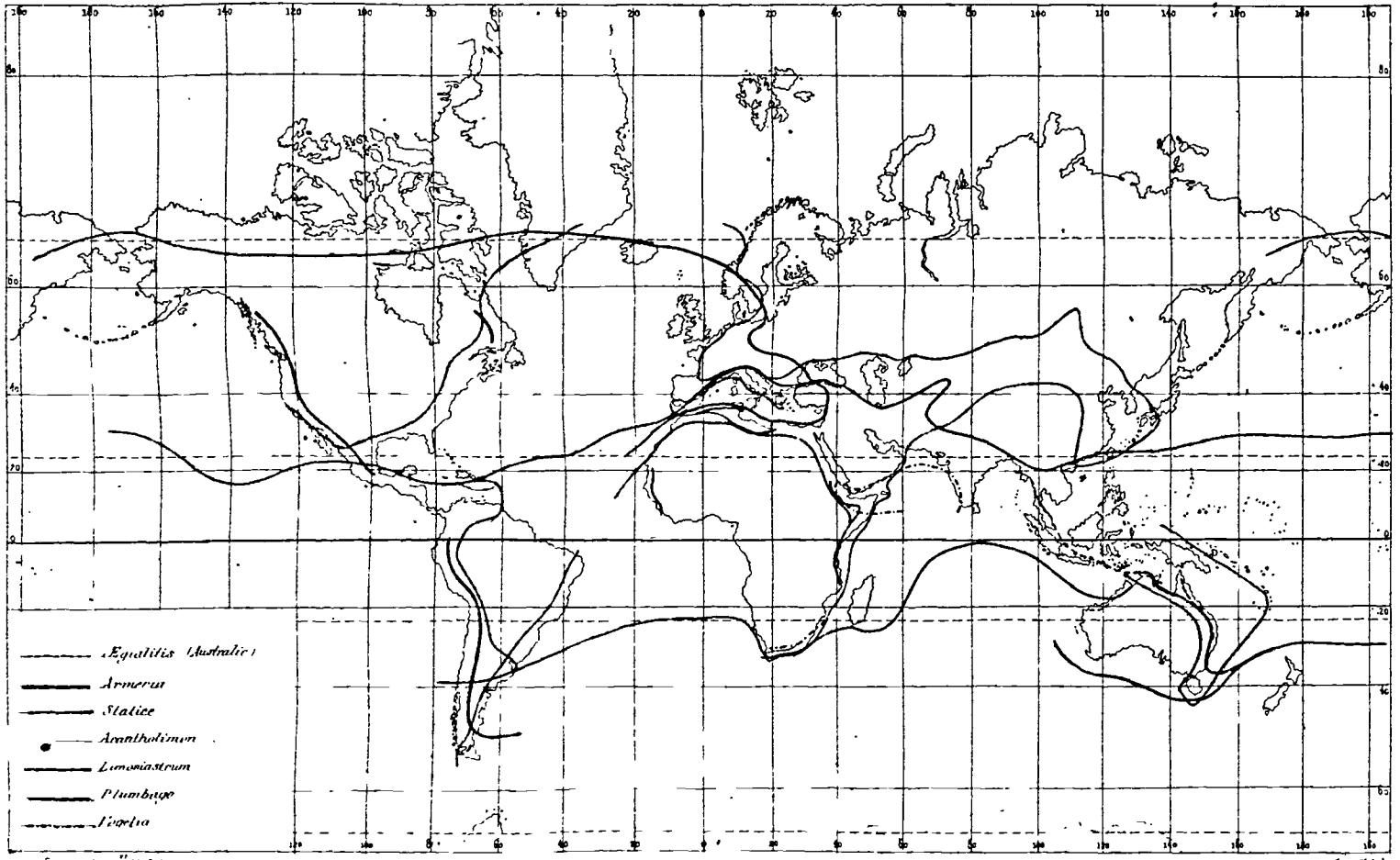
Fig. 62. Coupe longitudinale d'un calice de *Plumbago capensis*. — Mêmes lettres que ci-dessus. Du côté externe, on voit la base d'un poil glanduleux dans lequel se rend un faisceau fibreux de soutien; du côté interne, en *p*, poil glanduleux sessile et beaucoup moins gros que les poils externes (gr. 60).

Fig. 63. Coupe transversale d'une graine de *Statice Bonduellii* montrant les relations des différentes parties. — *ep*, épiderme; *cc*, couche colorée; *a*, couche provenant de l'enveloppe interne; *b*, albumen; *cot*, cotylédons dans lesquels on voit la disposition des faisceaux vasculaires (gr. 80).

Fig. 64. Coupe transversale d'une graine de *Plumbago zeylanica*. — Mêmes lettres que ci-dessus. Entre les couches *ep* et *ce*, provenant des assises épidermiques externe et interne de l'enveloppe externe, la couche intermédiaire a été fortement comprimée.

Planche VI.

Carte de la distribution géographique des Plombaginacées. — Les lignes, de couleurs ou de formes différentes, indiquent la limite des genres.



Carte générale de la distribution géographique des Plombaginacées.

ÉPAISSISSEMENT

DES

PAROIS DES ÉLÉMENTS PARENCHYMATEUX

Par M. J. BARANETZKI

La forme de l'épaississement des parois du parenchyme primaire et secondaire, surtout de celui à parois non lignifiées, n'a excité que très peu l'attention des histologistes et n'a pas fait l'objet d'une étude spéciale. Les indications sur ce sujet se trouvent principalement dans les ouvrages botaniques généraux. D'après les plus détaillés et les plus modernes de ces ouvrages, comme la *Vergleichende Anatomie* de M. de Bary ou le *Traité de Botanique* de M. Van Tieghem, le parenchyme est généralement pourvu de ponctuations simples d'une forme arrondie, irrégulièrement éparses sur la surface de la paroi. Comme exceptions à cette règle, on trouve cités quelques exemples connus (le voile des racines aériennes des Orchidées, l'écorce intérieure dans les racines des Conifères, le mésophylle des feuilles de certaines Cycadées et encore quelques autres), où l'épaississement prend la forme de bandes qui peuvent se croiser pour former un véritable réseau, appliqué sur la membrane primaire de la cellule.

Quelques observations occasionnelles, notées par divers histologistes, laissent pourtant entrevoir qu'une forme plus compliquée de l'épaississement n'est point aussi exceptionnelle dans le parenchyme qu'on paraît le croire généralement. Ainsi, M. G. Kraus trouva dans le parenchyme des feuilles de *Cycas* et d'*Encephalartos* des places minces, divisées par des fils épaissis en petites aréoles, qui étaient à leur

tour percées de canaux extrêmement minces (1). De petites places d'une pareille structure ont été vues aussi par M. Borstchow, dans l'écorce primaire du *Ceropegia aphylla* et de certaines autres plantes (2). M. J. Vesque, dans son Mémoire sur l'écorce des Dicotylédones, dit que très souvent dans le parenchyme de l'écorce primaire « des bandes épaissies, réticulées, divisent la face de la cellule en une multitude de petites places faibles, elles-mêmes criblées d'une infinité de petites ponctuations d'une finesse extrême et qui ont souvent la forme d'un losange »; dans les cellules du parenchyme libérien, les parois transversales « sont simplement ponctuées ou réticulées (3) ».

Dernièrement, M. Russow, à l'occasion de ses recherches sur la perforation des parois dans divers éléments du liber secondaire, a fait l'observation que les parois du parenchyme non ligneux présentent souvent un épaississement en forme de filets minces et croisés (4).

L'épaississement du parenchyme en forme de fils ou bandes distinctes était connu depuis longtemps, seulement pour des objets où il est bien visible immédiatement. C'est justement toujours le cas lorsque les membranes, par suite de la lignification deviennent moins transparentes, ce qui est cause à son tour que toute la sculpture de la face interne de ces membranes apparaît bien distinctement, comme par exemple dans le voile des racines aériennes des Orchidées. Ailleurs, les bandes de la membrane sont tellement épaissies, qu'elles sont nettement visibles même à l'état non lignifié, comme dans le mésophylle des feuilles de *Cycas*, etc. Mais dans d'autres cas, dans les membranes molles et faiblement épaissies, la forme de l'épaississement n'est ordinairement que très peu visible ou même reste complètement indistincte, et la membrane

(1) *Pringsheim's Jahrbücher*, t. IV, p. 320.
(2) *Ibid.*, t. VII, p. 344.
(3) *Annal. des sc. nat.*, 6e sér., t. II, p. 101 et 109.
(4) *Sitzungsber. der Dorpater Naturf. Gesellsch.*, t. VI (1881-1882), p. 350 et 359.

semble s'être épaissie tout à fait uniformément. Il n'est pourtant, même dans ces cas, rien de plus facile que de faire ressortir distinctement toute la sculpture de la face intérieure de la paroi. Sous l'influence du chlorure de zinc iodé, toutes les parties épaissies de la paroi se colorent plus ou moins fortement, tandis que les places non épaissies demeurent complètement incolores, et la forme de l'épaississement apparaît comme un dessin bleu sur le fond blanc. C'est ce qui a été déjà remarqué par M. Russow; aussi cet histologiste a-t-il pu constater que l'épaississement des parois du parenchyme mou en forme de bandes distinctes est beaucoup plus répandu qu'on ne le croit ordinairement.

Pour la teinture, on doit employer le réactif concentré, riche en iode et laisser les membranes s'en imbiber complètement. Dans ce but, on doit introduire le réactif sous la lamelle goutte à goutte, en l'enlevant du côté opposé avec du papier buvard, jusqu'à ce que le courant d'eau cesse de couler des préparations. Cependant la teinture ne s'opère qu'assez lentement. Pour obtenir une coloration intense des membranes peu épaissies, surtout des membranes très jeunes, il faut au moins quelques heures. On fera mieux de laisser la préparation jusqu'au lendemain. Un gonflement tant soit peu considérable de la cellulose sous l'influence du chlorure de zinc iodé n'a pas ordinairement lieu, et même après un séjour prolongé dans le réactif concentré les réseaux les plus fins conservent leur précision primitive. Ce n'est que rarement (par exemple dans le jeune parenchyme du *Melaleuca hypericifolia*) que la cellulose subit un gonflement considérable, ce qui fait qu'une action plus prolongée du chlorure de zinc iodé (1) rend le dessin moins net. Il arrive souvent que le protoplasme, adhérant à la membrane ou remplissant la cavité des cellules restées intactes (ce qui a lieu surtout dans le mé-

(1) Pour éviter la répétition du nom compliqué de ce réactif, je le désignerai dans la suite par I + Zn Cl, formule qui, comme on voit, n'exprime pas même sa composition mécanique, mais seulement les deux corps les plus importants qui entrent dans sa composition.

ristème des points végétatifs), empêche de voir la coloration de la membrane. Dans ce cas, il est facile de se débarrasser du contenu cellulaire à l'aide de l'eau de Javelle, moyen qui a été recommandé il n'y a pas longtemps par Noll (1); dans plusieurs cas, ce réactif peut rendre d'excellents services en dissolvant promptement non seulement le protoplasme, mais aussi des corps comme le mucilage, qui chez certaines plantes rend presque impossible l'action des réactifs sur les tranches de leurs tissus.

I. — Épaississement des parois transversales du parenchyme mou.

Quant à la forme de l'épaississement des parois, le parenchyme de tous les organes cylindriques (tiges, racines, pétioles des feuilles) laisse remarquer avant tout cette particularité générale, que l'épaississement de ses parois longitudinales et transversales présente ordinairement deux types plus ou moins distincts; pour les parois longitudinales, le type d'épaississement conserve en outre une grande constance. Je décrirai d'abord la forme d'épaississement des parois transversales (par rapport à l'axe longitudinal d'un organe cylindrique), où les détails de cette forme offrent une diversité considérable.

Contrairement à l'opinion générale, les parois transversales du parenchyme possèdent rarement des ponctuations ordinaires; le plus souvent, les parties épaissies de la paroi présentent la forme de bandes ou fils plus ou moins minces, qui, en se ramifiant ou se croisant entre eux, recouvrent la paroi d'un réseau d'aspect divers. Sur plus de soixante espèces des différents groupes de plantes vasculaires que j'ai examinées, pas plus de vingt n'avaient, dans tous les organes développés, des ponctuations simples; toutes les autres montraient sur leurs parois transversales l'épaississement filamenteux. Je dois remarquer ici d'avance que les ponctuations provenant

(1) *Bot. Centralblatt*, t. XXI, p. 377.

toujours d'un réseau primaire, on trouve souvent dans certaines plantes, dans lesquelles les ponctuations prédominent, toutes les formes transitoires entre des ponctuations et un réseau typique (écorce des tiges de *Bignonia capensis*, *Syringa vulgaris*, *Rumex crispus*, etc., et des rhizomes de *Mimulus moschatus*, *Iris chinensis*, *Acorus gramineus*, etc.).

Une forme typique est un réseau serré, composé de fils extrêmement fins, comme celui représenté dans la figure 1 (pl. 7). Les fils se croisent dans tous les sens, mais principalement ils se dirigent comme des rayons en traversant la paroi dans toute sa largeur. Si fines que soient ces fibres, leur largeur n'est donc pas égale et entre de plus grosses on en trouve toujours d'autres qui, grossies cinq cents fois, apparaissent encore à peine visibles. Les fils sont lisses et à contour net; ordinairement ils sont droits et, comme je viens de le remarquer, se prolongent sur toute la largeur de la paroi. Le bord lui-même de la paroi est muni le plus souvent d'un épaississement continu, en forme d'un anneau de largeur inégale, au bord interne duquel sont fixées les extrémités des fibres épaissies. Les extrémités des fibres sont ordinairement élargies de manière que les bouts des fibres voisines se touchent aussi latéralement.

L'épaisseur du réseau, ainsi que la largeur des cordons qui le constituent, présente dans divers cas une grande différence; la figure 4 offre un exemple d'un réseau très lâche, composé de larges bandes dont les contours s'effacent assez graduellement. Un autre extrême est présenté par l'épaississement des parois transversales dans les pétioles des Fougères (*Blechnum brasiliense*, *Nephrodium molle* et surtout *Dicksonia tenera*). Toute la surface de la paroi (teinte par I + Zn Cl) se montre ici couverte d'une immensité de points incolores, extrêmement petits et si rapprochés qu'ils semblent en partie se confondre, ce qui donne à la paroi un aspect tout particulier en la faisant apparaître comme granulée. Ce n'est qu'au bord de la paroi qu'on peut distinguer des fibres fines et très rapprochées, sans qu'il soit possible de les poursuivre

plus loin. L'aspect ci-dessus décrit de la paroi dépend sans doute de la présence d'un réseau composé de fils extrêmement fins et serrés, qui se sont en partie confondus. On peut s'en convaincre en examinant le même tissu à son jeune âge, dans la partie du pétiole encore enroulée en spirale : on y distingue presque toujours plus ou moins nettement un réseau très serré, composé de fibrilles extrêmement minces.

Dans d'autres cas, le réseau ne recouvre pas uniformément toute la surface de la paroi, mais seulement quelques places séparées, plus ou moins larges et ordinairement d'une forme allongée; toutes les places d'une paroi sont alors allongées dans la même direction (fig. 2). Le réseau qui recouvre de telles places présente un aspect plus simple, en se composant de deux systèmes de bandes ou de fils de largeur différente, qui se croisent entre eux sous un angle de près de 90 degrés. Les espaces entre les places minces se colorent par I + ZnCl tout uniformément, mais cette coloration est plus foncée qu'elle ne l'est dans les bandes du réseau, ce qui indique leur plus fort degré d'épaississement.

Enfin, les cordons qui forment un réseau peuvent se croiser sous un angle aigu, d'où résulte un réseau à mailles allongées dans une certaine direction (fig. 5). Un pareil réseau se rencontre ordinairement sur les parois d'une forme allongée, et alors il est presque toujours étiré transversalement au grand axe de la paroi. Parfois, les bandes épaisses deviennent presque parallèles entre elles, en laissant des intervalles en forme de longues fentes (fig. 6, en partie).

Dans les réseaux dont les cordons se croisent en tous sens, on peut très souvent, surtout sur les bandes les plus larges, voir avec beaucoup de précision les contours de deux bandes croisées se traverser mutuellement, comme si les bandes étaient simplement appliquées l'une sur l'autre; conformément à cela, les points mêmes du croisement forment des places carrées ou rhomboïdales qui prennent une teinte beaucoup plus foncée que les autres parties des bandes. Si la cellulose, teinte par I + ZnCl, reste bien transparente, le même phénomène s'ob-

serve nettement même sur les fibres très minces, qui apparaissent alors munies de points sombres correspondant à leurs points de croisement (très facile à voir dans les tiges souterraines d'*Acorus Calamus*). Une éventualité qui paraîtra peut-être à priori la plus vraisemblable, c'est que les divers systèmes des bandes qu'on a reconnues se prolonger les unes au-dessus des autres appartiennent aux membranes des cellules voisines. En réalité, ce n'est pourtant pas le cas. Chaque fois qu'à l'aide d'une macération je suis parvenu à dédoubler les parois, chaque simple membrane a conservé un réseau tout à fait pareil, c'est-à-dire composé de bandes superposées et dont les points de croisement prenaient aussi une teinte plus foncée. Ainsi, les deux systèmes croisés des bandes épaissies appartiennent à la même membrane, où elles sont effectivement superposées. Il est naturellement presque impossible de décider si à chaque bande d'une membrane correspond une bande de la membrane voisine ; mais il n'est pas douteux qu'en somme les bandes des membranes juxtaposées se correspondent exactement. C'est ce qu'on doit conclure de ce fait, que le réseau, vu sur les membranes simples des cellules isolées, présente la même épaisseur que celui qu'on observe sur les tranches du même tissu.

Si le réseau est relativement lâche et ne se compose que de bandes larges, dirigées dans différents sens (fig. 4, 16, 17), il présente ordinairement quelques particularités : les bandes sont parfois courbées, souvent elles se ramifient ou s'interrompent en s'unissant avec les autres. Dans un tel réseau, on ne voit jamais les contours d'une bande au travers d'une autre et leurs points de croisement ne prennent jamais une teinte plus foncée que les autres parties des bandes. Il résulte de cela que toutes les bandes sont situées dans le même plan et que, par conséquent, le réseau n'est pas ici formé par le croisement de divers systèmes des bandes, mais qu'il est plutôt composé par les ramifications, dirigées dans tous les sens. Le même caractère est présenté ordinairement aussi par un réseau étiré, tel qu'on le voit, par exemple, dans les figures 5

et 6, où les bandes sont plus larges; on les voit immédiatement se ramifier, quoique çà et là on ne manque pas de trouver aussi quelques ramifications qui sont évidemment superposées (fig. 6).

La forme d'épaississement que je viens de décrire est surtout propre aux parois transversales du parenchyme des tiges et des racines, mais dans ces divers organes elle ne semble pas être également fréquente. Dans le parenchyme primaire de l'écorce des racines, à son état développé, je n'ai rencontré ordinairement que de simples ponctuations; il est plus rare de trouver ici un réseau (comme par exemple dans les *Æsculus Hyppocastanum*, *Vicia Faba*, *Corypha australis*, *Pandanus javanicus*, *Reineckea carnea*). Dans les tiges souterraines, le réseau apparaît déjà plus fréquemment, mais on rencontre aussi souvent dans diverses cellules du même tissu toutes les formes transitoires entre un réseau et des ponctuations typiques. Enfin, dans les tiges aériennes, j'ai trouvé le réseau comme la forme d'épaississement la plus ordinaire dans le parenchyme mou de l'écorce et de la moelle.

Il est surtout remarquable que le réseau d'un certain type est principalement propre à de certains tissus. Si au lieu du réseau apparaissent ici les ponctuations, leur forme correspond à celle du réseau, c'est-à-dire qu'au lieu d'un réseau à mailles isodiamétriques, on trouve des ponctuations rondes, tandis que le réseau étiré dans une certaine direction est remplacé par des ponctuations allongées dans la même direction.

Ainsi, l'épiderme n'a très souvent sur ses parois latérales que de minces fils presque parallèles ou légèrement inclinés et formant alors un réseau très étiré, mais c'est toujours dans la direction transversale à la face externe de l'épiderme (tiges de *Dahlia variabilis*, *Nicotiana glauca*, *Impatiens Balsamina* et *Roylcana*, *Syringa vulgaris;* rhizomes d'*Iris chinensis*, *Aspidistra clatior*, *Acorus Calamus*, *Reineckea carnea*, etc.). Si l'on rencontre ici des ponctuations, celles-ci ont toujours une forme ovale ou même allongée en une fente dont le grand axe est aussi dirigé transversalement à la surface de l'épiderme.

Dans l'écorce primaire des tiges, le réseau est la forme d'épaississement la plus fréquente, mais dans diverses couches du parenchyme cortical, ce réseau présente souvent un caractère différent : dans la couche externe sous-épidermique, un réseau à mailles isodiamétriques ne se trouve que rarement; il est remplacé par un réseau étiré dans la direction radiale, c'est-à-dire perpendiculaire à la surface de la tige; une telle forme de réseau est en général d'autant plus prononcée qu'on s'approche de la périphérie de l'écorce (avec beaucoup de régularité, on trouve cette relation dans les parties épaissies des rhizomes de *Reineckea carnea*). Au contraire, dans les couches intérieures de l'écorce, le réseau prend assez souvent une forme isodiamétrique, mais je n'ai jamais vu dans l'écorce des tiges les cordons épaissis affecter une direction tangentielle.

A ce dernier égard, une particularité nous est offerte par l'écorce primaire des racines, où l'on trouve souvent, dans la couche la plus intérieure du parenchyme, un réseau étiré tangentiellement (*Æsculus Hippocastanum*, *Phœnix reclinata*, *Corypha australis*, *Pandanus javanicus*, *Agapanthus umbellatus*); dans d'autres plantes ou même dans diverses cellules du même tissu, on trouve ici, au contraire, un réseau étiré radialement (*Hyophorbe indica*, *Corypha australis*, *Pandanus javanicus*). Le parenchyme, dans la partie plus extérieure de l'écorce, peut posséder un réseau isodiamétrique ou étiré radialement. Mais, le plus souvent, comme il a été déjà remarqué plus haut, l'écorce primaire des racines développées ne montre que des ponctuations tantôt rondes, tantôt allongées dans une direction correspondant à celle du réseau.

Le parenchyme du liber secondaire est le plus souvent muni, sur ses parois transversales, d'un réseau composé de fils qui sont dirigés plus ou moins radialement (fig. 7), mais fréquemment aussi d'un réseau isodiamétrique (pl. 8, fig. 54) et cela d'autant plus que le diamètre radial des parois est plus considérable. Le parenchyme des rayons médullaires (dans

leur partie libérienne), possède souvent aussi un réseau isodiamétrique bien serré ou des places distinctes couvertes d'un tel réseau. Enfin, dans le parenchyme de la moelle des tiges aériennes, les parois, pour autant qu'elles restent molles, sont très souvent pourvues aussi d'un réseau composé de fils tantôt minces, tantôt plus larges, mais toujours dirigés en tous sens, en formant un réseau de ce type que j'ai nommé plus haut réseau isodiamétrique. Si au lieu de réseau se trouvent ici des ponctuations, leur forme est toujours ronde. Dans les tiges souterraines, la moelle des Dicotylédones, ainsi que le parenchyme des Monocotylédones ne montrent le plus souvent que des ponctuations rondes.

Développement des épaississements du parenchyme mou. — Ce fait, que l'épaississement réticulé des parois est généralement très répandu dans le parenchyme mou, et cet autre, qu'on trouve toutes les formes transitoires entre un réseau et des ponctuations, rendent à priori très probable la supposition que les ponctuations ne sont qu'une modification postérieure d'un réseau primaire. C'est ce que l'observation directe confirme parfaitement. Partout où la paroi du parenchyme à l'état développé est munie des ponctuations éparses sans ordre visible, elle se montre couverte dans son jeune âge d'un fin réseau, semblable par sa forme à ceux qui ont été décrits plus haut et qui, dans d'autres cas, persistent sur les membranes complètement développées. En traitant par I + Zn Cl des coupes transversales de la tige ou de la racine, prises à diverses distances du point végétatif, il est facile de se convaincre que la forme d'épaississement du parenchyme change plusieurs fois.

Après une action suffisamment prolongée (20-24 heures) du réactif, les parois du méristème très jeune prennent une teinte bleu violet très prononcée, parfois même assez intense (dans les racines d'*Æsculus Hippocastanum*, *Clivia nobilis*); mais vues de face, elles se montrent teintes sur tous les points de leur surface tout à fait uniformément. Le réseau commence à être visible à peu près vers le temps où apparaissent les pre-

miers faisceaux ligneux (par exemple dans la moelle de *Visnea Maconera*). L'apparition du réseau s'accomplit de manière que certaines parties de la membrane, qui ont la forme de bandes continues, commencent à se teindre toujours plus fortement, tandis que leurs interstices, au contraire, se colorent toujours plus faiblement; il en résulte que le réseau devient de plus en plus prononcé. Dès sa première apparition, le réseau présente déjà le même caractère qui lui est propre à l'état développé, et je n'ai jamais observé qu'un système de fils se manifestât plus tôt qu'un autre qui croise le premier. Plus haut j'ai démontré que chaque membrane simple possède un réseau complet, composé de divers systèmes de fils épaissis, appliqués l'un sur l'autre et par conséquent, faut-il croire, formés successivement. En mettant ce fait en regard de celui-ci, qu'un réseau vu sur une membrane double apparaît dès le début dans sa forme typique, il faut conclure que chacune des deux membranes juxtaposées reçoit simultanément un seul système de fils épaissis, mais que ces systèmes ont une direction opposée.

Quant à ce phénomène qu'à mesure qu'il se forme des fils épaissis, leurs interstices commencent à se teindre toujours plus faiblement, il est évident qu'il doit dépendre des certains changements qu'éprouve successivement la membrane primaire dans ses parties non épaissies. On obtient quelque renseignement sur ce sujet par l'examen de minces coupes de très jeunes tissus, teintes par I + ZnCl. Dans les parois les plus minces et selon toute évidence formées tout récemment, on reconnaît souvent (*Campanula latifolia*, *Punica Granatum*, *Hermannia denudata*) que ce n'est de chaque côté que la couche superficielle de la paroi qui se teint par le réactif, tandis que la couche médiane demeure tout à fait incolore. Cette couche incolore croît rapidement en épaisseur et, comme c'est très probablement aux dépens des couches superposées de la cellulose que son épaississement s'accomplit, il en résulte que sur les endroits de la membrane qui ne s'épaississent plus, la couche bleuissant par I + ZnCl doit devenir

de plus en plus mince (1). D'un autre côté, on peut penser que l'épaississement de certaines parties de la paroi une fois commencé, par suite des courants diosmotiques se concentrant sur quelques places non épaissies, la membrane doit subir sur ces places un changement plus rapide et plus profond. C'est ce qu'on doit conclure de ce fait, que les membranes qui couvrent les ponctuations du parenchyme mou à son état développé se distinguent souvent de la couche dans le prolongement de laquelle elles sont situées, par leur plus grande densité et par leur résistance aux réactifs qui gonflent la cellulose.

Le réseau premièrement formé est toujours composé de fils beaucoup plus minces qu'ils ne le sont plus tard. Dans la suite, ces fils croissent en largeur; mais ce qui est très remarquable, c'est que leur élargissement ultérieur est souvent tout à fait indépendant de la croissance en surface de la membrane générale de la cellule. C'est justement l'intensité relative de ces deux phénomènes qui détermine la forme définitive de l'épaississement de la membrane. Le fait même que la forme de l'épaississement peut subir en général des changements postérieurs démontre immédiatement que la croissance en largeur des fils épaissis n'a pas besoin d'aller d'un pas égal avec la croissance en surface de toute la membrane cellulaire. En comparant le même tissu à ses différents âges, il est facile de se convaincre que même des fils distincts d'une même membrane peuvent s'accroître en largeur avec une rapidité inégale; sur les parois latérales, nous retrouverons plus tard ce phénomène et nous l'étudierons avec plus de soin. C'est pourquoi, si les fils plus épaissis croissent en largeur tout autant que la membrane générale, le réseau conserve toujours son premier caractère, ce qu'on trouve effectivement réalisé dans plusieurs cas. Mais ailleurs, les fils ou bandes de la membrane s'élargissent relativement plus vite et les mailles

(1) Le fait que dans les parois les plus jeunes la couche médiane ne montre point les réactions caractéristiques de la cellulose a été découvert il y a longtemps par M. Dippel (*Bot. Zeitung*, 1851, col. 411-412).

les plus étroites du réseau s'oblitèrent alors successivement; il n'en reste que les plus larges, qui apparaissent maintenant comme des ponctuations distinctes et éparses sans ordre visible, tandis que l'impression d'un réseau se perd de plus en plus. Cela fait comprendre aussi la relation qui s'observe entre le type d'un réseau et la forme des ponctuations qui le remplacent.

Formation des ponctuations sur les parois transversales du parenchyme lignifié. — Il est très intéressant que le parenchyme primaire, dont les parois, à l'état développé, sont lignifiées et plus ou moins épaissies, présente néanmoins, dans son jeune âge, un fin réseau pareil à celui que nous avons trouvé dans le parenchyme mou. Le parenchyme primaire lignifié, le plus souvent celui de la moelle, présente, comme on sait, sur ses parois transversales, des ponctuations rondes ou elliptiques, le plus souvent étroites, mais parfois, au contraire, très larges. Plus rarement, les ponctuations, au lieu d'être simples, sont composées chacune de deux fentes qui peuvent se croiser sous un angle divers (fig. 21). La formation des ponctuations à la place du premier réseau, souvent très fin et serré, présente ici un phénomène un peu plus compliqué. Pour premier exemple, nous prendrons le *Bignonia capensis*, objet très commode pour ces recherches. Dans un entre-nœud développé, les parois du parenchyme médullaire sont lignifiées et munies de ponctuations rondes et assez larges. Dans les entre-nœuds dont la longueur ne dépasse pas 20-30 millimètres, les parois transversales du même tissu se montrent couvertes d'un réseau très épais, composé de minces filets qui se croisent dans tous les sens (fig. 9). Dans un entre-nœud de 5 centimètres environ de longueur, le réseau est devenu moins net; on ne distingue plus les fils séparés aussi clairement que plus tôt, et la teinte que prend la membrane, traitée par I + ZnCl, est beaucoup plus foncée. Sur le fond sombre de la paroi cellulaire, se distinguent maintenant des taches plus claires, d'une forme arrondie et cou-

vertes à leur tour d'un fin réseau pareil à celui qui couvrait premièrement toute la surface de la paroi (fig. 10). Ces taches ne sont autre chose que de futures ponctuations.

Vers ce moment, la paroi commence à manifester les premiers signes d'un changement chimique; avec I + ZnCl, elle ne se teint plus que très inégalement, en se couvrant de veines bleu foncé, tandis qu'ailleurs sa teinte est pâle et un peu sale. La formation des veines dépend sans doute de ce que certaines couches de la paroi, moins changées que les autres, se gonflent dans le réactif plus énergiquement et forment des plis. On n'a pourtant qu'à laisser la préparation pendant quelques minutes dans la solution froide de potasse caustique pour que la réaction de la cellulose se rétablisse en toute pureté. Bientôt après, le réseau devient tout à fait invisible, et toute la surface de la membrane, à l'exception des taches ci-dessus décrites, se teint tout uniformément en bleu foncé. Les taches elles-mêmes sont d'abord assez larges et mal délimitées (fig. 10); mais vers le temps où I + ZnCl ne provoque plus qu'une coloration jaunâtre de la paroi, elles se rétrécissent considérablement, leurs contours deviennent nets, et elles prennent l'aspect de ponctuations ordinaires. Le fin réseau qu'on apercevait d'abord sur les taches claires cesse bientôt de se teindre par le réactif, et à cause de cela devient complètement invisible.

Le *Bignonia capensis* est un sujet très favorable, parce que le changement du réseau ne s'y opère que très graduellement. Ordinairement, dans les diverses parties du même entre-nœud, on trouve diverses phases successives de transformation du réseau, ce qui provient de ce que, dans la partie inférieure de chaque entre-nœud, le développement des tissus avance plus vite que dans sa partie supérieure (1); aussi, dans une même coupe transversale, trouve-t-on la partie centrale de la moelle plus développée que sa partie périphérique. La

(1) Ce qui, du reste, est un phénomène assez commun dans les tiges des Dicotylédones.

transformation du réseau s'opère de manière que ses fils commencent brusquement à s'élargir, et à cause de cela leurs intervalles se rétrécissent rapidement. En même temps, la coloration des fils devient toujours plus foncée, d'où l'on peut conclure que l'accroissement des fils en largeur est accompagné de leur épaississement. Bientôt après, le réseau n'est plus que très indistinct, parce que les bords des fils se sont touchés, et leurs intervalles bleuissent maintenant aussi, quoique plus faiblement que les fils eux-mêmes. Dans cette phase, les parois présentent un aspect tout particulier : elles apparaissent comme aréolées, sans qu'il soit possible de distinguer les fils séparés du premier réseau; c'est ce stade qui est représenté dans la figure 10. Exemptes de ces changements, restent pourtant quelques petites places, où le fin réseau se conserve dans son état primaire, et qui apparaissent pour cela en forme de taches transparentes sur le fond coloré de la membrane.

Les dimensions et la distribution des ponctuations, sur les parois du parenchyme lignifié, peuvent dépendre de la construction du premier réseau, ainsi que des transformations auxquelles ce réseau est sujet dans son développement ultérieur. Mais la marche de ces transformations peut présenter quelques différences de détail, même dans diverses cellules du même tissu, et c'est ici la cause que la forme des ponctuations est, dans certaines plantes, très variable. Le *Rumex crispus* nous en offre un exemple bien caractéristique. Sur les parois transversales du parenchyme lignifié de la moelle de cette plante, les ponctuations sont tantôt larges et assez rares (fig. 14), tantôt très petites, mais abondantes (fig. 15). Dans un entre-nœud qui ne dépasse pas quelques millimètres de longueur, on ne trouve encore qu'un très fin et épais réseau à mailles polygonales (fig. 11); mais dans un autre plus âgé, d'à peu près 3 centimètres de longueur, le réseau est déjà en partie remplacé par un épaississement plus continu, qui ne laisse libres que des places séparées, où la forme de l'épaississement a conservé son premier caractère. Dans diverses cel-

lules, ces places présentent pourtant un aspect bien différent: ici, elles sont larges, de forme arrondie, couvertes d'un réseau à cordons du reste plus gros que ceux du réseau primaire (fig. 12); là, elles sont petites, de forme polygonale, très nombreuses et très rapprochées, couvrant uniformément toute la surface de la paroi (fig. 13). Cette dernière forme doit résulter évidemment de ce que tous les cordons (ou la plus grande partie) du réseau se sont accrus en largeur également sur toute leur étendue. Les changements ultérieurs sont ici les mêmes que dans le *Bignonia capensis*, mais les formes d'épaississement représentées dans les figures 12 et 13 se produisent définitivement telles qu'on les voit dans les figures 14 et 15.

Dans les plantes où l'épaississement primitif présente de gros cordons qui forment un réseau à mailles larges et irrégulières, le mode de développement des ponctuations est le plus simple. C'est ce qui a lieu dans le *Melaleuca hypericifolia*, dont les jeunes parois sont représentées dans les figures 16 et 17. La lignification de la membrane y est précédée par une rapide croissance en largeur des bandes épaissies qui, en s'élargissant, font disparaître complètement les mailles les plus étroites du réseau; il n'en reste que les plus larges, qui constituent maintenant de simples ponctuations de grandeur très inégale (fig. 18).

Le développement des ponctuations qui ont la forme de deux fentes croisées a été étudié dans la moelle du *Coriaria myrtifolia*. A l'état jeune du tissu, on trouve ici un lâche réseau, dont les cordons, assez gros, sont tendus principalement dans deux directions opposées (fig. 19). Avant la lignification de la paroi, les bandes épaissies commencent rapidement à s'élargir, en rétrécissant en même temps les intervalles qui les séparent; néanmoins la forme de l'épaississement conserve en général toujours son premier caractère. Cependant il arrive bientôt que plusieurs cellules commencent à se lignifier : sous l'influence de I + ZnCl, leurs membranes ne se colorent que très inégalement, en se couvrant

de veines bleues qui courent sur un fond à teinte cuivreuse, assez pâle. Après avoir été traitées pendant une demi-heure avec une solution froide de potasse caustique, les membranes prennent de nouveau la teinte pure de la cellulose; mais cette fois elles laissent voir une autre sculpture que celle qui est représentée dans la figure 20.

On distingue ici deux systèmes de larges bandes, qui sont évidemment appliquées l'une sur l'autre en se croisant sous un angle à peu près droit. Les bandes bleues sont séparées par des interstices incolores qui ont la forme de fentes, et ces dernières, appartenant aux divers systèmes, se croisent par conséquent aussi sous un même angle. L'intensité de la teinte que prennent les diverses parties d'une même paroi dépendant de l'épaisseur des couches cellulosiques, on voit dans notre préparation (fig. 20) les points de croisement des fentes rester tout à fait incolores, tandis que les prolongements de celles-ci, étant couverts par l'épaississement d'un seul système, ne sont colorés que faiblement; enfin, sur les endroits où les épaississements de deux systèmes correspondent l'un à l'autre, la teinte de la membrane est la plus foncée. Du reste, il n'est pas rare de trouver quelques places minces, auxquelles correspond l'épaississement continu d'un autre système (fig. 20). Les extrémités des fentes croisées sont le plus souvent mal délimitées, et se perdent insensiblement. Autant que l'intensité relative de la teinte permet de juger du degré d'épaississement des diverses parties de la paroi, on est obligé de conclure qu'en s'approchant vers l'extrémité d'une fente l'épaisseur de la membrane augmente graduellement; parfois les fentes qui appartiennent à un système quelconque se remplissent ainsi de cellulose jusqu'à la région où elles sont croisées par les fentes du système opposé, d'où résulte une forme des ponctuations telle qu'on la voit représentée dans la figure 22. L'épaississement postérieur des espaces minces qui sont restés entre les bandes primaires n'est point rare, et plus tard nous en verrons de plus nombreux exemples.

La forme d'épaississement représentée dans la figure 20 semble du reste résulter bien moins de l'élargissement successif des bandes primaires que de l'apparition subite de nouvelles couches, qui se déposent à l'époque même où la membrane commence à se lignifier. En tout cas, dans beaucoup d'autres plantes, il y a effectivement une précipitation subite de nouvelles couches, dont la disposition peut être complètement différente de celle que présentent les productions antérieures. C'est justement d'un pareil phénomène qu'est accompagné le développement des ponctuations sur les parois transversales de la moelle des *Prunus Laurocerasus*, *Pavetta odorata*, *Jasminum fruticans*, *Aloe arborescens*.

La première de ces plantes laisse voir, dans la partie très jeune de la tige, un réseau assez lâche, formé de fils minces. Un peu plus tard, se dépose subitement une couche presque continue de cellulose, dont la présence se décèle par la coloration que I+ZnCl provoque maintenant dans les mailles du réseau, restées jusqu'ici complètement incolores. Aussi, sous l'influence de I + ZnCl, presque toute la surface de la paroi prend-elle maintenant une teinte bleu violet, et, sur ce fond, on distingue des fils plus sombres qui forment un réseau tout à fait semblable à celui qui y existait primitivement. Sur le fond de la membrane colorée se détachent pourtant de petites places éparses, de forme ronde, sur lesquelles la précipitation de la cellulose n'a pas eu lieu, et qui restent aussi parfaitement incolores : ce sont les futures ponctuations de la membrane. L'aspect que la paroi présente dans ce stade ressemble beaucoup à celui qu'on voit dans la figure 10, excepté que le réseau primaire se distingue ici d'abord beaucoup plus nettement.

Le parenchyme lignifié dans la moelle du *Pavetta odorata* présente, sur ses parois transversales, des ponctuations très larges et assez rapprochées. La forme primaire d'épaississement offre ici cette particularité, d'ailleurs très rare, que les parois les plus jeunes ne laissent distinguer que de très petites et nombreuses ponctuations, qui couvrent uniformément

toute la surface. Avant que les parois commencent à se lignifier, elles se revêtent subitement d'un gros réseau, composé de larges bandes qui, par I + ZnCl, se colorent en bleu foncé. Les larges mailles du réseau ne s'épaississent plus, et constituent les futures ponctuations. Dans ces mailles, la membrane se colore d'abord encore faiblement, en laissant souvent distinguer les traces des petites ponctuations primaires. C'est de la même manière aussi que se forment les très larges ponctuations qui remplacent un fin et épais réseau dans le parenchyme interfasciculaire de la tige d'*Aloe arborescens*.

Le développement des ponctuations sur les parois transversales dans la moelle du *Jasminum fruticans* est peu différent. Dans le parenchyme très jeune, on trouve ici, comme partout ailleurs, un fin réseau; mais bientôt ses mailles, en s'arrondissant, prennent l'aspect de petites ponctuations très rapprochées. Dans la plus grande partie, ces ponctuations se rétrécissent successivement pour disparaître enfin complètement; il n'en reste que de peu nombreuses, mais celles-ci croissent au contraire considérablement en largeur. Avec les premiers symptômes d'un changement chimique, les membranes se couvrent subitement de nouvelles couches, qui se disposent en forme de larges bandes presque parallèles entre elles et occupant les espaces entre les ponctuations primaires. Ainsi ces dernières se montrent maintenant croisées chacune par une raie plus transparente que les autres parties de la paroi. Souvent, au lieu d'un seul, apparaissent deux systèmes croisés de bandes épaissies; alors chaque ponctuation est munie de deux rayons transparents qui forment une croix, sculpture qui rappelle beaucoup celle qui est représentée dans la figure 20. Je n'ai pas réussi à m'expliquer si cette différence dans la structure visible de l'épaississement dépend réellement de la présence sur chaque membrane, tantôt d'un seul, tantôt de deux systèmes de bandes épaissies, ou si l'aspect divers de la paroi résulte plutôt de ceci, que les bandes appartenant aux membranes simples juxtaposées peuvent

tantôt se correspondre, tantôt prendre une direction opposée. Plus tard, les interstices restés entre les bandes épaissies s'épaississent évidemment à leur tour, parce qu'à l'état développé les parois ne laissent voir ici que de simples ponctuations arrondies.

II. — Épaississement des parois longitudinales du parenchyme mou.

J'ai remarqué déjà plus haut que les parois longitudinales présentent ordinairement une forme d'épaississement qui leur est propre et qui reste en général beaucoup plus constante que la forme d'épaississement des parois transversales. Il n'en est pas moins vrai que, dans les divers organes et dans leurs différents tissus, l'épaississement des parois longitudinales peut présenter à son tour certaines particularités bien typiques.

Les faces latérales des cellules de l'épiderme ne se distinguent pas à cet égard de leurs parois transversales; elles présentent comme celles-ci des fils ou bandes épaissies, tendus verticalement à la surface de l'épiderme ou des ponctuations allongées dans le même sens. Le parenchyme de l'écorce primaire et de la moelle des tiges, ainsi que celui des pétioles, est, à peu d'exceptions près, muni de ponctuations simples, dont la forme présente une constance remarquable. Ces ponctuations sont toujours plus ou moins allongées transversalement par rapport à l'axe longitudinal de la cellule; souvent elles prennent la forme de fentes assez étroites et parfois même la forme de longues lignes transversales (moelle des rhizomes de *Polygonum cuspidatum*, de *Mimulus moschatus*). Ce n'est que rarement que les faces latérales du parenchyme à l'état développé sont couvertes d'un fin réseau, qui est tantôt très étiré en sens transversal (parenchyme interfasciculaire des rhizomes d'*Acorus Calamus*), tantôt formé par deux systèmes de cordons inclinés vers l'axe longitudinal de

la cellule sous un angle de 45 degrés (souvent le collenchyme hypodermique dans la tige d'*Impatiens Balsamina*).

Les parois latérales du parenchyme du liber secondaire dans les tiges et les racines présentent, au contraire, presque toujours une forme fibreuse d'épaississement. Néanmoins, dans une même cellule, la sculpture des faces radiales n'est pas ordinairement la même que celle des faces tangentielles. Sur les parois radiales, comme l'a déjà remarqué M. Russow (1), on ne trouve le plus souvent que des places minces, qui forment une simple série le long de la paroi. Où les éléments du liber sont plus larges, leurs places minces le sont aussi, en prenant la forme d'ovales, allongés transversalement et qui occupent presque toute la largeur de la paroi. Les places minces sont alors couvertes à leur tour d'un réseau à fils plus ou moins fins, croisés sous un angle à peu près droit (fig. 23) et dont les points de croisement prennent par I+ZnCl une teinte plus foncée (*Datura arborea*, *Hoya carnosa*, *Cestrum Parqui*, etc.). Dans d'autres cas, les places sont petites et rondes ; leur membrane est alors souvent tout à fait homogène, ce qui leur donne l'aspect de larges ponctuations simples (*Prunus Laurocerasus*, *Nerium Oleander*, *Ficus Sycomorus*, *Bignonia venusta*, etc.). Les places minces des parois radiales du parenchyme libérien dans les racines du *Pinus sylvestris* offrent un aspect particulier. Elles ont une forme carrée et semblent être produites, chacune, par le croisement de deux larges fentes, inclinées symétriquement vers l'axe longitudinal de la cellule (fig. 25) ; d'autres fois, on y trouve plusieurs larges bandes épaissies et croisées de manière à former tout un réseau (fig. 26). Il est remarquable que le bord supérieur et inférieur de chaque place carrée est limité par une petite saillie transversale, comme c'est aussi le cas dans les jeunes trachéides du Pin, d'après MM. Sanio, Russow et Strasburger.

Ce n'est pourtant que rarement que toutes les cellules du parenchyme libérien ne laissent voir sur leurs faces radiales

(1) *Loc. cit.*, t. VI, p. 351.

que les places minces ci-dessus décrites. Ordinairement, dans diverses cellules, toute la surface de la paroi radiale se couvre uniformément d'un réseau formé par deux systèmes de fils plus ou moins larges, croisés sous un angle droit; parfois cette dernière sculpture est même prédominante (surtout dans le liber des racines : *Acer platanoides*, *Prunus Padus*, *Betula alba*, *Robinia Pseudacacia*).

La forme d'épaississement des parois tangentielles est beaucoup plus constante. On n'y trouve jamais de places distinctes, mais toujours un réseau uniforme, composé de deux systèmes de fils qui sont inclinés vers l'axe longitudinal de la cellule sous un angle de près de 45 degrés. Ces fils, parfois plus ou moins larges, ne présentent donc le plus souvent que de minces fibres tantôt rapprochées (fig. 24), tantôt au contraire laissant entre elles des intervalles considérables (fig. 28). Dans ce dernier cas, les fibres ne sont pas d'ordinaire disposées uniformément, mais plutôt groupées en faisceaux, dont les fibres sont alors extrêmement rapprochées (fig. 28); une pareille disposition des fibres est parfois très régulière, comme on peut voir dans la figure 30. D'autre part, les fibres extrêmement fines peuvent être rapprochées également sur la surface de la paroi; il en résulte que la paroi, intensivement colorée par I+ZnCl, prend un aspect qui rappelle d'une manière frappante la texture d'une toile. Cette sculpture s'observe avec une grande régularité sur les parois tangentielles des tubes cribreux dans les racines du *Pinus sylvestris* (fig. 27), dans le parenchyme libérien des racines d'*Acer platanoides*, etc. En général, ces réseaux fins et extrêmement variés, que l'action de I+ZnCl fait ressortir sur les parois latérales des éléments libériens, constituent par leur élégance les objets les plus frappants peut-être de l'histologie végétale.

Plus rarement, le réseau qui couvre une paroi s'étend jusqu'aux bords de cette paroi; le plus souvent, les bords longitudinaux de la paroi sont munis d'un épaississement continu qui forme ainsi à chaque côté une sorte de lame, dont le

bord intérieur se résout successivement en fibres séparées (fig. 24, 28).

Sur les points de croisement des bandes plus larges, on voit toujours distinctement leurs contours se traverser mutuellement, et ces points mêmes former de petites places carrées qui, par I + ZnCl, prennent une teinte beaucoup plus foncée. Les bandes appartenant aux divers systèmes sont donc effectivement superposées, et cette fois il est même plus facile que pour les parois transversales de se convaincre immédiatement que les deux systèmes de bandes épaissies appartiennent également à chaque simple membrane cellulaire; les membranes des cellules, parfaitement séparées à l'aide de la macération, laissent toujours voir un réseau qui conserve tout à fait son premier caractère (1). Cependant, dans les cas où les fibres épaissies sont extrêmement rapprochées (comme sur les parois tangentielles des tubes cribreux, souvent aussi du parenchyme libérien du Pin), les membranes des cellules séparées se colorent sur toute leur surface tout à fait également, phénomène qui dépend probablement d'un gonflement des fibres par suite de la macération. Néanmoins, les ruptures mécaniques des membranes dédoublées suivent le plus souvent des lignes droites, dont la direction coïncide avec celle des fibres.

Les tubes cribreux ont souvent, sur leurs faces latérales adjacentes au parenchyme libérien, un réseau semblable à celui de leurs voisins; mais parfois elles sont épaissies tout à fait uniformément. Les faces latérales pourvues de cribles laissent souvent voir aussi un épaississement fibreux, et alors ce sont les cribles eux-mêmes qui occupent les mailles du réseau ou en général les espaces minces entre les bandes épaissies de la

(1) La séparation des éléments mous du liber par l'action de la potasse caustique ne réussit le plus souvent qu'avec peine et très incomplètement. Le moyen le plus convenable pour les séparer, c'est le traitement par le réactif de Schultze. A cet effet, je fais digérer les tranches pendant 20 à 24 heures dans le réactif froid, après quoi un court échauffement suffit pour que les parois se dédoublent facilement en restant en même temps suffisamment élastiques.

paroi. Parfois de telles bandes, en se bifurquant, traversent la paroi dans la direction transversale (fig. 31), sculpture parfaitement semblable à celle que l'on voit aussi dans la figure 6. D'autres fois, on trouve ici deux systèmes de bandes croisées, dont les larges mailles sont transformées en cribles (fig. 29). Les cribles arrondis, qui forment une seule rangée sur les faces radiales des tubes cribreux (surtout dans la racine du Pin), sont entourés chacun d'une auréole claire en forme de croix, comme on en voit sur les parois radiales du parenchyme libérien (voy. fig. 25). Aussi chaque crible est-il muni, sur son bord supérieur et inférieur, d'une arête épaissie qui se manifeste par sa coloration foncée (1). Toutes ces observations laissent voir que le type d'épaississement des tubes voisins est essentiellement le même que dans les autres tissus non lignifiés.

Le parenchyme des rayons médullaires dans leur partie libérienne possède le plus souvent, sur les parois radiales ainsi que tangentielles, un réseau composé de fibres plus ou moins fines, tantôt formant deux systèmes, tantôt (ce qui est plus fréquent) se croisant dans tous les sens. Au lieu de cela, on n'y trouve parfois que des places distinctes, couvertes à leur tour d'un fin réseau.

La sculpture propre aux parois latérales du parenchyme primaire dans les axes souterrains présente plus d'intérêt. Les racines, ainsi que les rhizomes des Monocotylédones et des Dicotylédones, offrent un type commun d'épaississement, qui est aussi caractéristique pour le parenchyme primaire de ces organes. Mais dans les racines des Dicotylédones, où, à cause de la formation précoce du liège, l'écorce primaire ne reste vivante que peu de temps, l'épaississement des parois n'atteint habituellement pas le même degré de développement qu'on y observe dans les racines des Monocotylédones. La forme d'épaississement la plus fréquente dans les racines des

(1) Un semblable épaississement bordant les deux côtés de chaque crible se laisse observer aussi sur les tubes cribreux dans les racines d'*Acer platanoides*.

Monocotylédones est celle qu'on trouve chez diverses Liliacées, dans le *Ruscus aculeatus*, l'*Hedychium Gardnerianum*, en partie aussi dans le *Clivia nobilis*. Les parois, intensivement teintes par I+ZnCl (1), se montrent ici parsemées de croix transparentes, formées chacune par le croisement de deux raies claires, dont le point de croisement lui-même apparaît comme une ponctuation tout à fait incolore (fig. 32). Si les raies sont plus larges (dans les racines plus jeunes), on distingue bien que la ponctuation placée au centre de chaque croix est allongée transversalement, c'est-à-dire que sa forme est la même que celle qui est aussi caractéristique pour les faces latérales du parenchyme primaire des tiges. Les extrémités des raies deviennent toujours moins nettes, pour se perdre enfin insensiblement.

Dans d'autres cas, les raies se prolongent sur toute la largeur de la paroi, ce qui fait ressortir deux systèmes de larges bandes épaissies, croisées sous un angle à peu près droit et alternant avec les deux autres systèmes des raies claires qui séparent les bandes. Le centre de chaque place carrée ou rhomboïdale, formée par le croisement de deux raies transparentes, est occupé par une ponctuation, qui est toujours allongée transversalement par rapport à l'axe longitudinal de la cellule (fig. 37 et 38). Par suite de cette structure, les diverses parties d'une paroi prennent par I+ZnCl des nuances différentes; les ponctuations elles-mêmes restent parfaitement incolores, tandis que les carrés sur lesquels elles sont placées, étant formés par le croisement de deux raies claires, ne se colorent aussi que très faiblement. Sur un point où un espace clair est croisé par une bande épaissie, la nuance est déjà plus foncée, et enfin les points de croisement de deux bandes épaissies forment à leur tour des places carrées ou romboïdales, dont la teinte est encore plus foncée (*Ruscus androgynus*, *Philodendron pertusum*, *Musa rosea*, parfois aussi *Eucharis amazonica*). Les

(1) Dans les racines vieilles, une teinte intense et égale ne peut être parfois obtenue qu'après le traitement pendant quelques minutes avec la solution froide de potasse caustique.

différentes nuances dans la coloration d'une même paroi, ne dépendant sans doute que de l'inégalité dans l'épaisseur de ses diverses parties, permettent ainsi de voir nettement toute la sculpture de la surface intérieure de la paroi. Or une telle régularité presque schématique dans la disposition des parties épaissies ne se rencontre ordinairement que dans un tissu assez jeune; dans les racines plus vieilles, les places carrées sur lesquelles sont placées les ponctuations cessent de se teindre par I+ZnCl, et à cause de cela les ponctuations paraissent plus larges qu'elles ne sont effectivement. Mais d'un autre côté la forme même de l'épaississement peut subir avec le temps des changements considérables, et c'est surtout parce que les espaces minces peuvent s'épaissir successivement eux-mêmes. Si cet épaississement ne s'étend que sur les parties des espaces minces plus éloignées des ponctuations, leurs parties non épaissies forment des rayons transparents, dont est munie chaque ponctuation (fig. 32). Mais, dans les vieilles racines de *Ruscus androgynus* par exemple, l'épaississement postérieur s'étend souvent jusqu'aux limites de ces places rhomboïdales, sur lesquelles se trouvent les ponctuations, et, si la forme de ces places (ce qui arrive ici assez souvent) est très allongée, elles peuvent prendre l'aspect de fentes longitudinales qui croisent les ponctuations (1). Dans d'autres plantes, les parties épaissies conservent parfois, même dans les racines vieilles, la forme de bandes séparées qui, dans le *Philodendron pertusum*, par

(1) Les membranes qui couvrent les ponctuations dans le parenchyme cortical des racines des *Ruscus aculeatus* et *androgynus* sont bien marquées sur les coupes transversales des parois par leur forte réfringence, qui rappelle celle des membranes subérifiées. En effet, sous l'action de l'acide sulfurique concentré, qui dissout promptement les parois cellulaires, les membranes des ponctuations restent seules complètement intactes; vues de face, elles apparaissent maintenant en forme de petits anneaux un peu allongés. Le même phénomène a aussi lieu dans les racines de *Phœnix reclinata*, où les anneaux sont parfois si étroits qu'on a besoin des forts grossissements pour pouvoir distinguer leur véritable forme. Ainsi, dans les cas nommés, chaque ponctuation est encadrée d'un anneau subérifié et dans le *Phœnix*, sur les parois colorées par I + Zn Cl, on peut distinguer immédiatement autour de chaque ponctuation un bord étroit qui prend une teinte jaunâtre.

exemple, se bifurquent souvent, ce qui fait que leurs espaces minces prennent en partie la forme de fentes aiguës.

De toutes les Monocotylédones que j'ai examinées, les Palmiers seuls ne m'ont présenté que de simples ponctuations, allongées transversalement.

Dans les racines des Dicotylédones, le mode d'épaississement du parenchyme primaire ressemble à celui qui se rencontre dans la plus grande partie des Monocotylédones. Ainsi, dans l'*Æsculus Hippocastanum*, on trouve les ponctuations en forme de fentes transversales, qui sont croisées par une seule raie transparente, tantôt longitudinale, tantôt diagonale. Ce n'est qu'assez rarement qu'on rencontre ici deux systèmes de raies qui se croisent sur chaque ponctuation. Les ponctuations du *Vicia Faba* sont croisées le plus souvent par une raie transversale (fig. 39). Dans le parenchyme volumineux qui occupe la partie centrale des racines charnues du *Dahlia variabilis*, les parois latérales sont munies de deux systèmes de bandes épaissies, entre lesquelles sont disposées les ponctuations. La forme d'épaississement ressemble beaucoup à celle qui a été décrite plus haut pour le *Philodendron pertusum;* un examen attentif laisse pourtant remarquer cette particularité que, chez le *Dahlia variabilis*, ce n'est toujours qu'un seul système qui est nettement visible, tandis qu'un autre reste beaucoup moins distinct. Plus tard, nous verrons à quoi tient cette particularité.

Dans le parenchyme primaire des rhizomes des Monocotylédones et des Dicotylédones, la forme d'épaississement est essentiellement celle que nous venons de voir dans le parenchyme des racines. Mais dans la moelle des Dicotylédones, je n'ai trouvé que des ponctuations simples, transversalement oblongues. C'est seulement dans le parenchyme de l'écorce que chaque ponctuation est parfois munie de quatre courts rayons formant une croix (*Polygonum cuspidatum*) ou que les espaces entre les ponctuations sont occupés par des bandes épaissies continues, qui dans le *Mimulus moschatus* sont tendues transversalement par rapport à l'axe longitudinal de la cellule. Dans les rhizomes des Monocotylédones, le paren-

chyme interfasciculaire et celui de l'écorce ne laissent pas remarquer à cet égard de différences notables. Enfin, dans quelques cas exceptionnels, le parenchyme primaire des rhizomes de Monocotylédones (*Acorus Calamus*) et de Dicotylédones (*Farfugium grande*) présente sur ses parois latérales un fin et épais réseau, semblable à celui qui garnit les parois transversales de ces mêmes éléments.

La question de savoir si les deux systèmes de bandes épaissies dans le parenchyme des racines appartiennent à la même simple membrane, a été résolue directement en séparant les cellules par la macération dans lapotasse caustique. Dans tous les cas (*Philodendron pertusum*, *Ruscus aculeatus*, *R. androgynus*, *Eucharis amazonica*), les membranes des cellules isolées ont montré la même forme d'épaississement que les parois intactes. L'unique exception à cette règle est offerte par le parenchyme ci-dessus décrit des racines du *Dahlia variabilis*, dont les cellules séparées ne laissent voir qu'un seul système de bandes épaissies, d'où il suit que les bandes appartenant aux membranes juxtaposées ont chaque fois une direction opposée. C'est évidemment par cette raison que, sur les coupes longitudinales de tissu de Dahlia, on ne voit toujours distinctement qu'un seul système de bandes.

Développement des ponctuations simples sur les parois latérales du parenchyme mou. — Les parois latérales du jeune méristème dans les points végétatifs des tiges ne se colorent par I+ZnCl que très faiblement; mais la teinte semble être sur toute leur surface parfaitement uniforme. Un peu plus tard commence à être visible un réseau, dont les fils se teignent toujours plus fortement, tandis que leurs interstices deviennent au contraire peu à peu complètement incolores. Les fils du réseau sont ordinairement d'une largeur inégale, souvent bifurqués, mais toujours ils sont tendus plus ou moins transversalement par rapport à l'axe longitudinal de la cellule (fig. 40 et 43). Dès leur première formation, les fils croissent en largeur, mais c'est justement sur les parois latérales qu'on

peut constater avec beaucoup de précision que la croissance des fils en largeur ne se trouve en aucune relation avec l'accroissement en surface de la membrane entière. Plusieurs des fins cordons primaires ne laissent ordinairement remarquer aucun changement ultérieur, tandis que les autres s'élargissent en même temps rapidement pour prendre la forme de larges bandes (fig. 41, qui représente un stade de développement postérieur à celui de la figure 40). Par là, la plus grande partie des mailles du réseau primaire sont successivement fermées et disparaissent complètement; définitivement il n'en reste ainsi que quelques-unes, qui constituent maintenant de simples ponctuations, tantôt éparses plus ou moins uniformément, tantôt formant de petits groupes sur la surface de la paroi. La figure 42 représente une paroi presque développée, appartenant à un entre-nœud de 10 millimètres de longueur; la figure 40 est empruntée à un autre entre-nœud, de 2 millimètres de longueur et appartenant à la même tige. Entre ces stades, la paroi cellulaire s'est par conséquent accrue en longueur à peu près 5 fois. Mais les espaces qui, dans la figure 42, séparent entre elles les ponctuations dépassent en largeur plusieurs fois les fils primaires de la paroi. Cela prouve immédiatement que l'accroissement en largeur des fils épaissis peut avancer beaucoup plus vite que l'accroissement dans la même direction de la membrane entière. L'arrangement des ponctuations par groupes plus ou moins serrés et séparés entre eux par de larges zones épaissies uniformément fait voir de plus, que sur certaines places de la paroi l'élargissement des fils primaires ne s'opère relativement qu'assez lentement, tandis que sur d'autres endroits ils s'accroissent au contraire si énergiquement que tous leurs interstices disparaissent (1).

(1) Dans les pétioles des feuilles de Phanérogames et de Fougères, les parois latérales du parenchyme fondamental possèdent aussi des ponctuations d'une forme transversalement oblongue; plus rarement les ponctuations sont rondes (pétioles de quelques Fougères) et encore plus rarement munies de rayons en forme de croix (*Nephrodium molle*). Quoi qu'il en soit, le développement

Les faces radiales du parenchyme libérien se montrent, à l'état cambial, munies de bandes transversales qui doivent séparer les futures places minces de la paroi. D'abord ces bandes sont assez étroites et se prolongent jusqu'aux bords mêmes de la paroi; ce n'est que plus tard que les bords de la paroi s'épaississent à leur tour et que les places minces en s'arrondissant prennent la forme qui leur est propre à l'état développé. Les deux systèmes de fils épaissis qui couvrent ces places minces apparaissent toujours simultanément, et c'est ce qui arrive aussi dans les cas où toute la face radiale se couvre d'un réseau uniforme.

Développement des épaississements dans le parenchyme primaire des organes souterrains. — Quoique le parenchyme des organes souterrains soit, dans son état développé, muni d'un épaississement semblable plutôt à celui qui est propre aux éléments fibreux, les premiers stades de son développement ne diffèrent point de ceux qui ont été décrits dans le paragraphe précédent. A l'âge très jeune, les parois latérales ne montrent toujours que des fils ou bandes distinctes, anastomosées et tendues transversalement (fig. 33). Peu à peu le réseau se transforme en ponctuations simples, transversalement allongées, qui garnissent la paroi. Ce n'est que beaucoup plus tard que se forment les bandes secondaires qui occupent les espaces entre les ponctuations (1). Dans le *Ruscus aculeatus*, dont les parois développées sont représentées dans les figures 37 et 38, parfois il n'apparaît d'abord qu'un seul système de bandes (fig. 35), mais le plus souvent les deux systèmes naissent simultanément (fig. 36). Récemment formées, les bandes sont ordinairement plus étroites qu'elles ne

des ponctuations est ici le même que dans le parenchyme des tiges : à l'état très jeune on ne trouve dans le tissu que de minces fils tendus dans une direction plus ou moins transversale (fig. 43, du jeune pétiole de *Blechnum brasiliense*).

(1) L'apparition des bandes secondaires est parfois extrêmement tardive : dans la racine de *Philodendron pertusum*, elles ne commencent à se former que dans une partie éloignée de 5 à 9 centimètres de l'extrémité de la racine.

le sont plus tard, mais leurs contours sont toujours bien nets. En comparant les figures 35 et 36 avec la figure 37, on voit que le changement ultérieur ne consiste qu'en un accroissement considérable des bandes en largeur et en épaisseur. En s'élargissant, les bandes semblent couvrir en partie les extrémités des ponctuations; on doit le conclure de ce que, dans une paroi développée (fig. 37 et 38), les ponctuations sont en général beaucoup plus courtes qu'elles ne l'étaient avant la formation des bandes secondaires.

Quand, à leur état développé, les ponctuations se montrent munies de rayons transparents qui forment une croix (fig. 32), ce dernier stade est précédé aussi par la formation des bandes continues, et l'aspect d'une paroi teinte par I+ZnCl est d'abord tout à fait semblable à celui que représente la figure 37. Ce n'est que plus tard que les bandes séparées confluent en partie entre elles, parce que les interstices minces s'épaississent aussi dans les parties les plus éloignées des ponctuations, tandis que les parties les plus proches des ponctuations restent non épaissies ne formant des croix transparentes. Dans le parenchyme du *Ruscus androgynus*, les espaces minces s'épaississent souvent de manière qu'il n'en reste que les places carrées occupées par les ponctuations; mais alors l'épaississement des espaces minces n'avance le plus souvent que très inégalement (fig. 38).

Comme il a été décrit plus haut, dans certains cas chaque ponctuation est croisée par une seule raie claire, qui peut avoir une direction longitudinale ou diagonale. L'une ou l'autre de ces éventualités se rencontre dans les racines d'*Æsculus Hippocastanum*. Ainsi dans une partie de la racine (à peu près à 10 millimètres de son extrémité) où commence la formation de l'épaississement secondaire, on ne trouve qu'un seul système de bandes parallèles entre elles et tendues le plus souvent diagonalement (fig. 47). Plus rarement les bandes secondaires affectent une direction plus ou moins longitudinale, en se bifurquant ou se joignant de diverses manières pour former les longues mailles, qui sont occupées

par les ponctuations (fig. 48). Après que les bandes se sont accrues en largeur, leurs mailles prennent l'aspect d'étroites fentes qui croisent les ponctuations en sens longitudinal.

En décrivant le développement des épaississements dans le *Ruscus androgynus*, j'ai eu déjà l'occasion de remarquer que selon toute apparence les bandes secondaires recouvrent en partie les extrémités des longues ponctuations. Que des bandes puissent en effet se former sur les ponctuations elles-mêmes, c'est ce qu'on observe souvent directement. Si les bandes secondaires prennent une direction plus ou moins longitudinale, il arrive assez souvent que l'une ou l'autre d'entre elles se prolonge à travers les ponctuations en les coupant parfois par le milieu. Au premier moment, les contours de la ponctuation sont encore nettement visibles à travers la bande qui la recouvre, et la teinte de celle-ci, dans sa partie qui correspond à la ponctuation incolore, est seulement beaucoup plus pâle (fig. 48 et 49).

Développement des ponctuations sur les parois latérales du parenchyme lignifié. — Le parenchyme primaire lignifié (le plus souvent celui de la moelle dans les tiges de Dicotylédones ou le parenchyme interfasciculaire dans les tiges de Monocotylédones) est habituellement pourvu sur ses parois latérales de simples petites ponctuations, dont la forme la plus fréquente est celle d'ovales plus ou moins allongés dans la direction transversale. Plus rarement les ponctuations prennent ici l'aspect de places assez larges, rondes ou allongées (fig. 46, 48 et 50). Un autre type est présenté par les ponctuations qui sont formées chacune par deux fentes croisées, ce qui semble se rencontrer surtout dans les troncs de Monocotylédones (*Ruscus, Bambusa*). Une structure particulière est offerte par les ponctuations dans le parenchyme lignifié des couches les plus internes de l'écorce du *Rheum undulatum* et surtout du *R. crispum* (fig. 52); chaque ponctuation est composée d'une fente qui est croisée par deux ou même trois autres fentes plus étroites.

A l'état très jeune, les membranes ne possèdent jamais, de même que dans tous les cas précédents, que des fils transversaux parfois anastomosés (à la manière de ce que présente la figure 43), mais le plus souvent très rapprochés et presque parallèles entre eux (fig. 44). De la même manière aussi que dans le parenchyme mou, le premier réseau est successivement transformé en ponctuations d'une forme plus ou moins allongée. Dans la moelle de la plus grande partie des Dicotylédones (*Prunus Laurocerasus*, *Bignonia capensis*, *Melaleuca hypericifolia*, *Coriaria myrtifolia*, *Hermannia denudata*, *Rumex crispus*), la lignification des parois une fois commencée, les ponctuations ne changent presque point leur forme et très peu leur grandeur. Aussi le parenchyme lignifié prend-il ces petites ponctuations transversalement oblongues, qui y sont les plus fréquentes.

Le mode de développement des larges ponctuations a été étudié principalement dans le parenchyme interfasciculaire de la tige d'*Aloe arborescens*. Les cellules les plus étroites de ce tissu n'ont ordinairement qu'une seule rangée de larges ponctuations, qui occupent presque toute la largeur de la paroi. Dans les cellules les plus larges, on voit le plus souvent une rangée de telles ponctuations garnir chaque bord longitudinal de la paroi, tandis que la zone médiane de celle-ci est munie au contraire de petites ponctuations assez nombreuses (fig. 50). Avant que la lignification des parois ait commencé, il n'y existe que les petites ponctuations ovales ou presque rondes, provenues des fentes primaires très étirées et rapprochées (semblables à celles de la figure 44). Les larges ponctuations apparaissent tout d'un coup en forme de taches plus claires, nettement délimitées, tandis que la paroi elle-même ne prend plus maintenant par I + ZnCl qu'une teinte violette assez sale. Ce sont les membranes des nouvelles ponctuations seules qui à ce moment se teignent encore en bleu. Le plus souvent la teinte est égale sur toute leur surface; mais souvent aussi, sur le fond bleu d'une place mince, se distinguent nettement une, deux ou même trois petites

taches bien délimitées et parfaitement incolores, qui par leur forme et leurs dimensions ressemblent tout à fait aux ponctuations primaires de la paroi (fig. 51). Les espaces entre les larges ponctuations de la dernière formation sont occupés par d'autres, dont la forme et la grandeur diffèrent aussi de celles des ponctuations primaires, mais qui ne sont pas toutes également bien visibles : tandis que les unes ne se colorent point par le réactif, les autres semblent être recouvertes par une couche colorée à travers laquelle on voit moins nettement leurs contours (fig. 50 et 51). Les membranes des larges ponctuations cessent vite de se teindre par I + ZnCl et paraissent alors parfaitement uniformes. Après que toute la paroi s'est lignifiée et s'est épaissie, de toutes les petites ponctuations il ne reste plus visibles que celles qui, dans le stade plus jeune, ne se sont point colorées par le réactif iodé. Les larges ponctuations forment d'abord de simples places minces, allongées d'ordinaire obliquement, mais après que les parois ont atteint un degré considérable d'épaisseur, chaque ponctuation se montre fortement étirée, et forme une longue fente dirigée obliquement.

Dans la moelle du *Pavetta odorata*, où les étroites fentes dont les parois sont munies dans leur état jeune sont remplacées plus tard par de larges ponctuations (fig. 46, *a* et *b*), le mode de développement est sans doute le même que celui que je viens de décrire. Les larges ponctuations du *Pavetta* apparaissent aussi tout d'un coup, et c'est précisément à ce même moment que la paroi commence à se lignifier. Je n'ai pourtant pas réussi à observer ici simultanément les deux générations des ponctuations, mais c'est probablement parce que je n'ai eu à ma disposition qu'une pousse qui croissait déjà lentement.

Quant aux ponctuations en forme de deux fentes croisées, comme par exemple celles du parenchyme interfasciculaire des *Ruscus androgynus* et *aculeatus*, j'ai négligé de suivre directement leur mode de développement. En examinant les parois à l'état lignifié, on trouve que chaque ponctuation

semble tantôt être formée de deux fentes simples, tantôt au point de croisement de telles fentes on remarque un petit élargissement arrondi et souvent mal délimité. Mais, si les membranes (après la macération) sont teintes en bleu par I+ZnCl, l'aspect des ponctuations ne diffère point de celui qui leur est souvent propre dans le parenchyme mou des racines (fig. 32), c'est-à-dire qu'une ponctuation transversalement oblongue et parfaitement incolore est munie de quatre rayons clairs formant une croix. La structure des ponctuations étant la même, il n'y a pas de doute qu'elles ne se développent aussi de la même manière, excepté que le parenchyme des *Ruscus* se lignifie enfin totalement.

Dans les racines de beaucoup de Conifères, le parenchyme de l'écorce primaire est muni, comme on sait, de rares bandes très larges et fortement épaissies. La membrane, mince dans les intervalles des bandes, cesse de très bonne heure de se teindre par I+ZnCl et ne laisse alors remarquer aucune inégalité dans son épaisseur. J'ai suivi le développement des bandes épaissies dans les racines de *Podocarpus elongatus* et de *Sequoia gigantea*. Le méristème du point végétatif laisse voir sur ses parois latérales les fils fins et rapprochés, entre lesquels restent les longues et étroites fentes. Peu à peu ces dernières prennent l'aspect de ponctuations allongées transversalement. Les bandes commencent à se former dans une partie éloignée de 2 à 4 millimètres de l'extrémité de la racine. Au commencement elles sont moins larges que plus tard, et si minces que la paroi étant teinte par I+ZnCl on a peine à les distinguer. Mais 3 à 4 cellules plus loin de l'extrémité, les bandes ont atteint déjà toute leur largeur; néanmoins elles sont encore si faiblement épaissies, qu'on voit nettement les contours des ponctuations sur lesquelles la matière des bandes s'est précipitée. Comme dans d'autres cas analogues, la lignification des bandes commence ici presque aussitôt après qu'elles ont une première fois apparu; dans le *Sequoia gigantea*, cela va encore plus loin, car à peine tracées, les bandes ne sont pas formées ici de cellulose pure :

par I+ZnCl elles ne prennent qu'une teinte plus ou moins sale, en formant des veines plus foncées qui disparaissent même après un séjour de vingt-quatre heures dans le réactif. Les espaces entre les bandes épaissies cessent très tôt de se teindre par I+ZnCl et avec cela leurs ponctuations deviennent tout à fait invisibles.

Dans les cas décrits plus haut, nous avons vu, chaque fois que l'épaississement de la paroi consiste en fils ou bandes distincts formant les divers systèmes croisés, tous ces systèmes se répéter également sur chaque simple membrane cellulaire. La même règle est valable aussi pour les parois lignifiées. Ainsi, les cellules du parenchyme interfasciculaire des *Ruscus*, séparées au moyen de la macération, laissent voir les ponctuations formées chacune par deux fentes croisées, c'est-à-dire tout à fait semblables à celles qu'on observe ici sur les parois intactes. Les ponctuations du parenchyme lignifié de l'écorce du *Rheum crispum*, et dont la forme est encore plus compliquée (fig. 52), conservent aussi la même forme sur les membranes des cellules isolées.

Il est remarquable que le même phénomène a été offert toujours par les fibres primaires ainsi que secondaires qui ont été examinées sous ce rapport. Selon les auteurs, dans divers cas, les fibres sont munies de ponctuations d'une structure différente : parfois ce sont de simples ponctuations rondes ou allongées; dans d'autres cas, les ponctuations ont la forme de fentes, qui dans leur partie extérieure s'élargissent en un canal cylindrique ou plutôt conique [entonnoir, aréole (1)]. La forme des ponctuations observée par M. Nægeli dans les fibres corticales du *Cinchona*, où la direction de la fente change successivement dans diverses couches de la même membrane, ne faisait plutôt qu'une exception. Parmi les plantes dont les fibres du bois, selon M. Sanio, ne possèdent que de simples ponctuations, privées d'élargissement extérieur, j'ai examiné

(1) Sanio, *Bot. Zeitung*, 1863, p. 101; de Bary, *Vergleich. Anatomie*, p. 137; Van Tieghem, *Traité de otanique*, p. 561, p. 660.

les *Sambucus nigra* et *Hedera Helix*. La structure visible des ponctuations observées sur les coupes longitudinales du bois ne m'a pourtant pas montré ici de particularités essentielles. La possibilité de l'erreur dans laquelle est tombé M. Sanio dépend ici de cela, que dans le *Sambucus nigra* la longueur de la fente (assez large) surpasse habituellement le diamètre de l'aréole, d'où vient qu'au premier aspect on ne remarque que cette dernière. Dans l'*Hedera Helix*, c'est au contraire l'aréole elle-même qui est peu marquée, parce qu'elle a la forme d'un ovale allongé, dont la direction coïncide avec celle de la fente qui appartient à la face opposée de la paroi.

Les ponctuations, dans les membranes des fibres isolées au moyen de la macération et puis teintes par I+ZnCl, se montrent formées chacune d'une raie claire, oblique, qui est coupée dans son milieu par une fente transversale très étroite et parfaitement incolore (fig. 53). Les raies claires présentent tout à fait le même caractère que celles qui croisent les ponctuations dans le parenchyme mou des racines et qui ne sont autre chose que les intervalles minces entre les bandes épaissies de la paroi. Dans les fibres provenant des gaines fasciculaires, ainsi que dans celles du bois, les raies ne forment ordinairement avec l'axe transversal de la fibre qu'un angle de 15 à 25 degrés; aussi les fentes elles-mêmes ne sont-elles que peu inclinées vers son axe longitudinal. Habituellement chaque raie n'est croisée que par une seule fente; mais dans les fibres des gaines fasciculaires du *Rumex domesticus*, il arrive parfois qu'une raie est coupée par deux fentes transversales et parallèles entre elles, d'où résulte une forme d'épaississement semblable à celle qui est représentée dans la figure 52. La fente incolore qui traverse la raie est toujours très étroite et se prolonge ordinairement au delà des limites de la raie. Ce phénomène est déterminé probablement par le gonflement de la membrane sous l'influence du réactif de Schultze, ce qui fait que les parties plus étroites des fentes se ferment complètement.

J'ai trouvé la même structure dans toutes les fibres que j'ai

examinées (gaines fasciculaires de *Rumex* et *Rheum*, bois de *Betula*, *Alnus*, *Fraxinus*) et entre autres dans les fibres du bois de *Sambucus nigra* et d'*Hedera Helix*, auxquelles M. Sanio a attribué des ponctuations simples.

L'élargissement arrondi, que l'observation des fibres lignifiées fait voir dans la partie extérieure de chaque ponctuation, représente donc effectivement une place mince primaire, qui a la forme d'une strie plus ou moins transversale. Au-dessus d'elle (mais, comme on sait, sans y être appliquée immédiatement) s'étend la couche intérieure d'épaississement en y laissant à son tour une fente, dont la direction est toujours opposée à celle de la place mince primaire. Dans certaines fibres, il existe même deux systèmes de couches superposées, dont les fentes sont croisées sous un angle droit. Ce cas est présenté par les fibres de la gaine fasciculaire du *Rumex domesticus*. Les ponctuations des fibres isolées et teintes par I+ZnCl laissent voir ici très souvent deux fentes étroites et parfaitement incolores, qui se croisent sous un angle droit; l'une de ces fentes a une direction presque transversale par rapport à l'axe longitudinal de la fibre et traverse aussi la raie claire à peu près dans le sens de sa longueur, tandis que l'autre est opposée à la première. Au microscope on ne voit toujours qu'une de ces fentes, tandis que l'autre surgit ordinairement tout d'un coup en même temps que la première disparaît; parfois, au contraire, il m'a semblé que la direction ne changeait que successivement.

III. — Résultats des observations précédentes.

Les faits que j'ai fait connaître dans les paragraphes précédents permettent de déduire quelques conséquences générales concernant la production de la cellulose par le corps protoplasmique et dont je veux donner ici un court exposé.

Les membranes les plus jeunes du méristème primaire prennent toujours par I+ZnCl une faible teinte bleu vio-

ıet, qui est sur toute leur surface parfaitement égale. Suivant M. Dippel, la nouvelle cloison excrétée par le protoplasma au moment de sa division se compose d'une substance qui ne possède pas les propriétés de la cellulose (*Die neuere Theorie*, etc., p. 47, 53, 54). Cette opinion paraît être du reste fondée exclusivement sur les observations qui ont été faites sur le méristème secondaire. Quant au méristème primaire, mes observations ne m'ont offert aucun fait qui parle en faveur de l'opinion de M. Dippel. J'ai dit déjà plus haut que les minces coupes transversales des parois les plus jeunes laissent en effet distinguer souvent une très mince couche mitoyenne qui ne se teint point par I+ZnCl. On ne peut pourtant pas identifier cette couche avec cette pellicule, découverte aussi par M. Dippel et dont je ne puis que confirmer l'existence, qui reste après la solution des parois dans l'acide sulfurique concentré : avec l'accroissement de la paroi en épaisseur, la couche incolore s'épaissit elle-même promptement, tandis que la pellicule insoluble dans l'acide sulfurique n'augmente en épaisseur que très peu. D'un autre côté, les cloisons les plus jeunes que j'ai pu trouver m'ont montré toujours, après l'action suffisamment prolongée (pendant quelques heures) de I+ZnCl, la teinte caractéristique de la cellulose. Aussi je crois qu'actuellement on ne saurait indiquer de données réelles suggérant la supposition que les membranes des tissus primaires, dans leur âge le plus jeune, sont composées d'une substance qui n'a pas les propriétés de la cellulose. Quant à cette pellicule homogène, insoluble dans l'acide sulfurique, qui colle entre elles les membranes des cellules voisines, nous n'avons point jusqu'à présent d'indications positives pour nous former une idée sur sa nature et son origine.

Je dois donc admettre qu'une cloison nouvellement formée est composée de cellulose et constitue une plaque tout à fait uniforme. Cette plaque, que je désignerai comme étant la *membrane primaire*, se distingue en effet de toutes les productions cellulosiques postérieures, parce que, pour la former, le protoplasma produit la cellulose sur toute sa surface

en forme de couche tout à fait homogène (1). Après que la membrane primaire est formée, le protoplasma change son activité. Il ne continue de produire la cellulose que sur certaines parties de sa surface, et ces parties ont toujours la forme de zones très étroites, disposées d'une manière déterminée. Comme je l'ai démontré dans ce qui précède, la forme que prend l'épaississement ultérieur de la membrane primaire présente en général, dans tous les tissus primaires et certains tissus secondaires, une constance remarquable. Les couches de cellulose, qui sont déposées sur la surface intérieure de la membrane primaire, présentent donc à leur tour un système d'épaississement à part, qui est, au point de vue morphologique, aussi nettement caractérisé que la membrane primaire elle-même. Aussi faut-il désigner d'un nom spécial l'épaississement en forme de réseau, ce qui est d'autant plus juste que le changement brusque dans le mode de production de la cellulose doit dépendre évidemment de certains changements effectués dans le protoplasma lui-même. Je désignerai le système d'épaississements réticulés comme étant l'*épaississement secondaire*.

Les observations qui ont été rapportées dans les paragraphes précédents laissent pourtant voir que, pendant la formation de l'épaississement secondaire, l'activité du protoplasma ne reste pas toujours la même; car la production de la cellulose ne se continue pas toujours sur les mêmes endroits. Par ce qui précède nous savons, en effet, que le réseau secondaire se compose le plus souvent de divers systèmes de fils superposés, et qui sont, par conséquent, formés à diverses époques. Mais dans certains autres cas, il y a probablement formation simultanée de bandes épaissies, qui, dans leur parcours, se croisent entre elles. C'est ce qui doit précisément arriver dans les cas (fig. 4, 16, 17) où les larges bandes croisées ne

(1) En parlant d'homogénéité de la membrane primaire, je n'entends pas exclure l'éventualité que cette membrane est peut-être percée de minces canaux, au moyen desquels les protoplastes des cellules voisines se trouvent en connexion immédiate.

laissent néanmoins remarquer aucune trace d'une apposition, et sont évidemment situées dans le même plan. Quoi qu'il en soit, la différenciation du protoplasma en zones qui seules produisent la cellulose n'a lieu qu'à une certaine distance du bord de chaque paroi, comme on peut le conclure de la formation de cet anneau à épaississement continu, qui encadre habituellement les bords des parois. Par là, on voit aussi que le mode particulier d'épaississement propre aux parois longitudinales du collenchyme n'est point un phénomène exceptionnel, parce que la production de la cellulose est généralement la plus abondante dans les parties voisines des angles de la cellule. Un autre phénomène que l'observation manifeste, c'est l'élargissement successif des zones de protoplasma qui sécrètent la cellulose. J'ai démontré plus haut que l'accroissement en largeur des bandes épaissies devance absolument la croissance en surface de la membrane entière, et, par conséquent, que de nouvelles parties du protoplasma, restées jusque-là inertes, prennent successivement part à la production de la cellulose. Souvent il n'en reste enfin sur la surface du protoplasma que de petits îlots, où la production de la cellulose n'a pas lieu, et l'épaississement de la paroi prend alors la forme de ponctuations. D'un autre côté, le fait que quelques autres fils, après leur première formation, ne croissent plus ni en largeur, ni en épaisseur, laisse voir que, dans certains cas, c'est aussi le contraire qui peut arriver.

Très souvent dans les tissus primaires et toujours dans le parenchyme libérien, avec la formation de couches secondaires, l'épaississement des parois est achevé. Mais, dans beaucoup d'autres cas, il se forme encore un nouveau système d'épaississement, qui est à son tour bien caractérisé tantôt par sa forme, tantôt par ses propriétés chimiques ou par l'un et l'autre en même temps: c'est l'*épaississement tertiaire* de la paroi. A ce qu'il paraît, l'épaississement tertiaire n'est produit qu'ensuite de certains changements plus ou moins profonds dans la structure intime du protoplasma, changements qui

entraînent souvent une disposition toute nouvelle des régions du protoplasme destinées à sécréter la cellulose. Cela est ordinairement d'autant plus frappant que la formation des couches tertiaires est précédée par une période plus ou moins longue, pendant laquelle l'épaississement secondaire ne change plus sensiblement sa forme. Ainsi, comme nous l'avons vu dans certains cas, l'épaississement secondaire, qui a la forme d'un fin réseau, est suivi par la formation de couches continues, qui couvrent les larges surfaces en ne laissant libre que quelques petites parties du premier réseau (*Prunus Laurocerasus*, *Pavetta odorata*); d'autres fois, les couches tertiaires se précipitent sur les ponctuations mêmes restées dans l'épaississement secondaire, pour les recouvrir complètement (fig. 50). Sur les parois latérales du parenchyme cortical des racines, après que l'épaississement secondaire a depuis longtemps pris la forme de ponctuations, les couches tertiaires se précipitent subitement en forme de bandes, qui occupent ordinairement les espaces entre les ponctuations, mais qui peuvent parfois aussi se prolonger à travers ces ponctuations (fig. 48 et 49). De même que cela a lieu dans l'épaississement secondaire, les bandes tertiaires, à peu d'exceptions près, forment aussi, sur chaque membrane, deux systèmes superposés et inclinés symétriquement vers l'axe de la cellule.

L'épaississement tertiaire offre beaucoup d'intérêt dans le parenchyme des tiges, où il se montre surtout caractéristique par ses propriétés chimiques, ou pour mieux dire par un rapport étroit qui se laisse observer entre l'apparition de l'épaississement tertiaire et la lignification de la paroi. En effet, la formation de couches tertiaires est toujours accompagnée ici, ou au moins suivie presque immédiatement, d'un changement dans les propriétés chimiques de la membrane entière. Dans certains cas (parois transversales de la moelle de *Coriaria myrtifolia*, *Jasminum fruticans*, *Aloe arborescens;* parois latérales d'*Aloe arborescens*, *Pavetta odorata*), il paraît presque impossible de saisir un stade où l'épaississement tertiaire

montrerait encore les réactions de la cellulose pure. Autant que j'ai pu observer, les couches tertiaires prennent toujours ici par I + ZnCl une teinte plus ou moins sale; en même temps, les portions restées libres de l'épaississement secondaire montrent encore au commencement une belle teinte bleu violet, qui cesse du reste très tôt, et c'est d'abord dans les parties périphériques des places non occupées par l'épaississement tertiaire (parenchyme interfasciculaire d'*Aloe arborescens*). Dans d'autres cas, l'épaississement tertiaire laisse encore au premier moment obtenir la réaction de la cellulose pure, mais ce n'est toujours que pendant un court instant, après quoi la paroi se lignifie promptement (parois transversales de la moelle de *Prunus Laurocerasus*, *Pavetta odorata*). Enfin, dans nombre de cas où les couches tertiaires, par leur disposition, correspondent parfaitement à l'épaississement secondaire, leur apparition ne se laisse même reconnaître que par la lignification commencée de la paroi. C'est ce qui se rencontre très souvent dans les parois latérales de la moelle des Dicotylédones. Or, que la lignification de la paroi ne soit point ici un critérium arbitraire pour apprécier la présence des productions tertiaires, c'est ce qui résulte des cas où, sur les parois transversales des mêmes éléments (comme, par exemple, dans les *Prunus Laurocerasus*, *Pavetta odorata*), l'épaississement tertiaire est bien caractérisé par sa forme même et où son apparition est aussi suivie bientôt de la lignification de toute l'enveloppe de la cellule.

Ainsi, l'épaississement tertiaire dans le parenchyme primaire des racines, plus rarement dans le parenchyme des rhizomes, présente cette particularité, qu'il y reste ordinairement non lignifié. Au contraire, dans les tiges aériennes, à ce que j'ai pu observer, la formation de couches tertiaires est toujours suivie de la lignification de la membrane entière. Mais si, dans beaucoup de cas, l'épaississement tertiaire n'entraîne point la lignification de la membrane, je ne saurais d'un autre côté citer un seul exemple où la lignification aurait lieu sans apparition de couches tertiaires ou avant la formation

de telles couches. Si, au milieu d'un parenchyme mou, dont les parois sont dépourvues de l'épaississement tertiaire, on rencontre quelques cellules lignifiées, on peut être sûr d'y trouver aussi cet épaississement. Ainsi, par exemple, le parenchyme de l'écorce dans les racines de Palmiers n'a point d'épaississement tertiaire ; mais au milieu de l'écorce sont épars de nombreux groupes ou plutôt des faisceaux composés de parenchyme à parois épaisses et lignifiées et les éléments de ces faisceaux sont toujours pourvus, eux seuls, d'une couche tertiaire, bien distincte par ses longues fentes qui croisent chaque ponctuation. Dans diverses espèces de *Rheum*, de *Rumex*, les assises les plus internes de l'écorce primaire de la tige se lignifient souvent et alors on y trouve aussi de l'épaississement tertiaire, dont le parenchyme mou est toujours dépourvu. De même que les éléments parenchymateux, les fibres lignifiées primaires, ainsi que secondaires, sont munies toujours de couches tertiaires bien distinctes.

Mes observations concernant le rapport étroit qui existe entre la formation de l'épaississement tertiaire et la lignification de la membrane, conduisent à la conclusion que la lignification est un phénomène moins chimique que physiologique, c'est-à-dire qui dépend de l'activité du protoplasma lui-même. Jusqu'à présent les histologistes ne sont pas d'accord quant à la nature du phénomène en question. Selon M. Van Tieghem (1), M. Rob. Hartig (2), la lignification ne dépend que de l'infiltration de la membrane par certains corps étrangers, tandis que MM. Dippel (3), Sanio (4), Strasburger (5), l'attribuent au changement chimique que subit avec le temps la cellulose de la membrane. Mes observations ne se rapportent presque qu'au parenchyme primaire, mais tous les faits que j'ai observés parlent décidément en faveur de

(1) *Traité de botanique*, p. 574.
(2) *Flora*, 1882, p. 543.
(3) *Das Mikroskop*, t. II, p. 97.
(4) *Bot. Zeitung*, 1860, p. 203.
(5) *Bau und Wachsthum der Zellhäute*, p. 199.

l'opinion que c'est le protoplasma lui-même qui sécrète certains corps, dont la présence détermine les propriétés des membranes lignifiées. Une telle sécrétion est justement caractéristique pour une certaine période de la vie du protoplasma, et c'est précisément pour cette période même où commence la formation des couches tertiaires. La lignification elle-même s'opère toujours trop promptement, en n'arrivant qu'à une époque déterminée du développement de la membrane, pour qu'il soit possible de l'attribuer au changement chimique de la cellulose. D'un autre côté, certains faits observés ne laissent aucun doute sur l'origine des corps qui infiltrent une membrane lignifiée.

Un objet très instructif à cet égard est offert par les bandes tertiaires dans l'écorce des racines de *Sequoia gigantea*, dont le développement a été décrit plus haut. Sur les coupes longitudinales, prises dans le sommet de la racine, la large bande longitudinale, avec laquelle est réunie la face radiale de chaque cellule, peut être poursuivie aisément jusqu'à sa première origine; on se convaincra ainsi que les bandes à peine tracées ne prennent jamais ici par I + ZnCl la teinte pure de la cellulose. A moins de supposer que la cellulose éprouve ici un changement au moment même de sa production par le protoplasma, — ce qui ne serait certainement que très peu vraisemblable, — on voit ici un cas où, pour former l'épaississement tertiaire, le protoplasma ne produit qu'un mélange de cellulose avec certains corps étrangers. Dans divers autres cas, où les premières couches tertiaires sont encore formées de cellulose pure, le protoplasma ne tarde pas à produire certains autres corps, qui pénètrent promptement la membrane dans toute son épaisseur.

A ce dernier égard, un grand intérêt s'attache à un phénomène qui jusqu'ici ne paraît pas avoir été remarqué par les histologistes. C'est précisément l'influence qu'exerce le voisinage d'une membrane lignifiée sur une autre non lignifiée, de manière que la partie d'une membrane molle accolée immédiatement à une membrane lignifiée se lignifie elle-

même aussi, en même temps que les autres parties de la membrane restent molles. Une pareille influence n'est exercée du reste que par les membranes fortement lignifiées, dans lesquelles une action même prolongée de I + ZnCl ne provoque aucun ton violet. Le plus souvent la lignification se borne à la partie qui est en contact immédiat avec la membrane lignifiée, mais parfois elle peut s'étendre aussi à une certaine distance sur les parties adjacentes, en s'affaiblissant alors graduellement à mesure qu'on s'éloigne de la cellule lignifiée (assise la plus interne de l'écorce primaire du *Rumex crispus ;* éléments mous du liber secondaire, voisins des couches scléreuses dans le liber du Tilleul). Le phénomène décrit est généralement très répandu ; à une pareille lignification *passive* sont sujets également tous les éléments mous du liber secondaire, les tubes cribreux aussi bien que le parenchyme. Dans le liber d'*Alisma Plantago*, par exemple, où les tubes cribreux sont ordinairement entremêlés de fibres scléreuses, toutes leurs parois latérales sont souvent lignifiées aussi, à l'exception de celles avec lesquelles les tubes voisins se touchent immédiatement. On ne saurait expliquer ce phénomène qu'en admettant que certains corps, produits par le protoplasma, pénètrent dans la membrane de la cellule pour se répandre de là dans les membranes des cellules adjacentes. Actuellement nous connaissons déjà en partie la nature des corps avec lesquels sont infiltrées les membranes lignifiées. La vanilline et la coniférine, qui, entre autres, ont été extraites par M. Singer de pareilles membranes (1), sont des corps solubles dans l'eau et par conséquent capables de pénétrer dans une membrane.

Le mode de développement des épaississements de la paroi, que j'ai fait connaître dans ce travail, explique aussi la structure histologique de la membrane qui ferme les ponctuations. Il est clair que, dans divers cas, la composition de cette membrane n'est pas uniforme. Où la paroi n'est pourvue que

(1) *Sitzungsber. der Akad. in Wien*, 1882, t. LXXXV, p. 345.

d'épaississement secondaire, les ponctuations ne sont fermées que par la simple membrane primaire de la cellule. Mais dans les cas où les parois reçoivent l'épaississement tertiaire, la membrane des ponctuations peut avoir une structure différente. Ainsi, sur les parois latérales du parenchyme des racines et très-souvent de celui de la moelle des tiges, les ponctuations ne sont fermées aussi que par la membrane primaire. Ailleurs, où la disposition des couches tertiaires ne correspond pas à celle de l'épaississement secondaire, la membrane des ponctuations peut être recouverte elle-même sur certaines parties de sa surface d'une mince couche de l'épaississement secondaire, qui le plus souvent a la forme d'un réseau. Enfin, dans le parenchyme lignifié d'*Aloe arborescens*, la membrane qui ferme les larges ponctuations est tapissée ordinairement sur toute sa surface par une couche égale de formation secondaire.

Les faits que j'ai établis relativement à la formation de l'épaississement secondaire et tertiaire de la paroi offrent quelques données importantes pour résoudre la question du mode de croissance en épaisseur de la membrane cellulaire. En établissant une grande uniformité et constance dans les lois qui régissent le développement en épaisseur des parois des tissus primaires (en partie aussi secondaires), mes observations ont d'autant plus d'importance que les conséquences qu'on en peut tirer pour la théorie de l'accroissement des membranes en épaisseur doivent avoir, au moins pour ces tissus, une valeur générale. Ainsi, mes observations ne m'ont pas fait connaître un seul fait qui exigerait la théorie de l'intussusception. Au contraire, presque tous les faits observés parlent en faveur de l'apposition successive de couches nouvelles, et quelques-uns de ces faits peuvent être même considérés comme autant de preuves directes en faveur de cette dernière hypothèse. Les phénomènes les plus concluants sont la croissance des bandes secondaires en largeur et la formation de l'épaississement tertiaire. En décrivant le développement de l'épaississement secondaire, j'ai eu déjà

l'occasion d'attirer l'attention du lecteur sur ce remarquable phénomène, que la croissance des bandes épaissies dans le sens de la surface de la membrane est tout à fait indépendante de la croissance en surface de toute la membrane primaire de la cellule. Les parties de cette membrane comprises entre les bandes secondaires ne se teignent point par I + ZnCl; mais, si les bandes s'élargissent rapidement, elles recouvrent de nouveau la membrane primaire d'une couche continue de cellulose. Un autre phénomène, du reste de la même nature que le précédent, c'est le mode de formation de l'épaississement tertiaire. Ce dernier apparaît souvent comme une couche presque continue, qui couvre également les couches secondaires aussi bien que les parties non épaissies de la membrane primaire; dans le parenchyme des racines, les bandes tertiaires se prolongent parfois à travers les ponctuations, fermées comme elles sont par une simple membrane primaire. — Tous ces phénomènes, qui ne se laissent point expliquer par la théorie de l'intussusception, se présentent comme tout naturels si l'on accepte l'hypothèse de l'apposition successive des couches sur la surface intérieure de la membrane.

Les observations des divers histologistes ont déjà fait connaître, dans ces derniers temps, beaucoup de faits qui parlent plus ou moins décidément en faveur de l'hypothèse en question (1); pourtant ce n'étaient toujours que des faits isolés et le nombre de ces faits peut être sans doute facilement augmenté. De mon côté, je puis enrichir cette catégorie d'observations d'un fait de plus, qui est aussi significatif que facile à observer. C'est le développement des parois du tissu du liège, et précisément dans les plantes où les parois de ce tissu sont tapissées d'une couche de cellulose pure, comme c'est par exemple le cas dans les *Paulownia imperialis*, *Hedera Helix*, *Nerium Oleander*. Sur les coupes transversales, passant par l'assise génératrice active du liège, il est facile de se con-

(1) Strasburger, *Bau und Wachsthum der Zellhäute*, Jena. 1882.

vaincre que la couche interne cellulosique n'apparaît ici que relativement tard et, en tous cas, *après que la membrane est déjà subérifiée.*

De tout ce que je viens de dire, on est conduit à conclure que la croissance des membranes en épaisseur, par apposition de couches successives, peut être actuellement considérée comme un phénomène généralement propre aux membranes végétales.

IV. — Conditions qui déterminent la direction des bandes épaissies de la membrane cellulaire.

En décrivant la forme de l'épaississement des parois, j'ai eu occasion de signaler ce fait que la direction des bandes secondaires, souvent différente dans divers tissus parenchymateux, reste ordinairement très constante dans le même tissu. En comparant les données qui ont été exposées plus haut concernant la forme du réseau, on est forcé de reconnaître que la disposition des bandes épaissies n'est point accidentelle, mais qu'elle obéit plutôt à une loi bien déterminée. Pour élucider cette loi, il faut évidemment chercher à préciser les conditions qui accompagnent la formation des bandes dans telle ou telle direction.

Un fait qui frappe surtout l'observateur, c'est la relation qui existe entre la forme générale de la paroi et la direction de ses bandes secondaires, de manière que sur une paroi d'une forme allongée les bandes affectent une direction plus ou moins transversale. On le voit distinctement sur les parois latérales de l'épiderme, sur les parois transversales des assises plus extérieures de l'écorce (moins souvent pourtant dans le collenchyme), ainsi que sur les parois longitudinales de l'écorce primaire et de la moelle, dont les cellules sont ordinairement allongées dans le sens de la longueur de l'organe. Cette règle se justifie même dans les cas où les cellules du même tissu sont aplaties dans divers sens, ce qu'on peut

voir par exemple dans les rhizomes d'*Aspidistra elatior:* les parois transversales du parenchyme interfasciculaire sont allongées ici dans divers sens, mais chaque fois le réseau se montre étiré dans une direction opposée.

Or la forme des cellules à leur état développé dépend à son tour du mode de leur division et surtout de la direction dans laquelle s'est accomplie principalement leur croissance, et je dirai tout de suite que la grande majorité des faits observés (au moins par rapport aux tissus primaires) s'accorde le mieux avec la loi suivante : *les bandes secondaires affectent toujours une direction qui croise la direction de la croissance de la paroi sous un angle plus ou moins considérable.*

En effet, les cellules de l'épiderme croissent presque exclusivement dans le sens de l'organe, et leurs parois latérales sont munies de bandes dirigées vers cette surface à peu près verticalement. D'un autre côté, les cellules de la moelle croissent dans le plan transversal, dans toutes les directions également, et leurs parois présentent des bandes dirigées aussi en tous sens. Mais la croissance des cellules de la moelle dans le sens de la longueur surpasse toujours leur croissance transversale, et l'accroissement de ces cellules en longueur continue ordinairement (accompagné de fréquentes divisions transversales) encore longtemps après que leur croissance en sens transversal a déjà cessé. Conformément à cette croissance prédominante des parois longitudinales dans le sens de la longueur de l'organe leurs bandes secondaires prennent toujours une direction plus ou moins transversale par rapport à l'axe longitudinal de la paroi. Enfin, quant à l'écorce, ses cellules à l'état méristématique se divisent d'abord, comme on sait, dans tous les sens ou principalement par des cloisons tangentielles; mais après la formation des faisceaux procambiaux, ce qui est suivi d'un prompt épaississement du jeune entre-nœud, les cellules de l'écorce sont forcées de croître principalement dans la direction tangentielle et d'autant plus qu'elles sont situées plus près de la périphérie de l'organe. Après la formation des faisceaux procambiaux,

c'est-à-dire précisément vers le temps où commence la formation des bandes secondaires, on trouve en effet dans l'écorce de nombreuses divisions radiales. Ces phénomènes sont parfaitement d'accord avec la disposition des bandes secondaires sur les parois transversales de l'écorce, où ces bandes présentent en général une direction d'autant plus radiale qu'on s'approche de la périphérie de l'organe. Quant aux parois latérales du parenchyme de l'écorce, celles-ci (au moins les parois radiales) se trouvent dans les mêmes conditions que les parois correspondantes du tissu de la moelle et la forme de leur épaississement est aussi la même. Mais, comme il a été déjà décrit plus haut, les ponctuations sur les parois tangentielles du parenchyme de l'écorce possèdent ordinairement une forme beaucoup plus arrondie que celles sur les parois radiales. Ce fait s'accorde aussi parfaitement avec la loi formulée plus haut, car, d'après ce qui a été dit tout à l'heure, les parois tangentielles croissent ici, non seulement dans le sens de leur longueur, mais aussi dans la direction transversale, tandis que pour les parois radiales la croissance dans le sens de la longueur est toujours prédominante.

Un argument de plus en faveur de la même loi, c'est l'apparition fréquente, sur les parois transversales de l'écorce la plus intérieure des racines, de bandes secondaires dirigées tangentiellement, ce qui n'arrive jamais dans l'écorce des tiges. Or l'écorce intérieure des racines se distingue aussi par son mode particulier de développement, puisqu'elle provient, comme on sait, d'une division par des cloisons presque exclusivement tangentielles, pendant laquelle ses parois transversales doivent croître presque exclusivement dans la direction radiale.

La loi formulée plus haut se justifie aussi dans tous les cas exceptionnels où, dans le mode de son développement, le parenchyme s'éloigne du type normal. Un pareil cas se présente notamment dans les rhizomes charnus de diverses Monocotylédones et Dicotylédones. Comme un exemple frappant de ce genre, je citerai surtout les rhizomes de *Farfugium*

grande. Les cellules du parenchyme volumineux de l'écorce et de la moelle de ces rhizomes possèdent une forme isodiamétrique, polygonale, et ne laissent remarquer aucune trace d'une disposition en rangées longitudinales. Cette forme et cet arrangement des cellules démontrent immédiatement que leur croissance (et aussi leurs divisions) s'est accomplie également dans toutes les directions. Avec cela, les parois latérales, au lieu de ponctuations allongées dans le sens transversal, présentent ici, par exception, un réseau qui se compose de fils croisés dans tous les sens et parfaitement semblable à celui qui couvre les parois transversales des mêmes cellules. Les rhizomes de *Begonia*, *Iris*, *Reinechea carnea*, *Aspidistra elatior* présentent (surtout dans leur parenchyme central) un phénomène plus ou moins analogue ; mais, dans plusieurs de ces rhizomes, il est facile de voir comment, à mesure que la disposition des cellules du parenchyme en rangées longitudinales (ce qui dépend de leur croissance dans le sens de la longueur et de leur division par des cloisons transversales) devient de plus en plus régulière, les ponctuations de leurs parois latérales prennent de plus en plus leur forme normale.

Non moins probant pour la même loi est le parenchyme qui forme les parois des canaux aérifères dans les tiges et les pétioles des plantes aquatiques et marécageuses. Les parois de ces canaux sont formées ordinairement par une seule couche de cellules qui, comme on sait, sont provenues de l'allongement, accompagné de divisions transversales, des simples proéminences dont les cellules sont munies dans leur plus jeune âge. Les cellules qui forment les parois des canaux croissent aussi presque exclusivement dans le sens de la surface de ces parois, quelle que soit leur direction par rapport à l'axe de l'organe. Seule la cellule, ordinairement plus large, qui occupe le nœud dans lequel se rencontrent les parois des canaux voisins, doit croître dans le plan transversal en tous sens plus ou moins également. La disposition des parties épaissies sur les parois transversales des cellules qui forment

les parois des canaux correspond tout à fait à ce mode de développement. Dans les rhizomes d'*Acorus Calamus*, dans les tiges de *Myriophyllum*, *Hottonia*, *Ceratophyllum*, *Alisma*, dans les pétioles des feuilles et les pédoncules des fleurs de *Nuphar*, *Nymphæa*, les cellules qui occupent les nœuds de jonction présentent toujours tantôt des ponctuations plus ou moins rondes, tantôt un réseau à fils croisés dans toutes les directions; dans toutes les autres cellules, les fils épaissis sont, au contraire, dirigés plus ou moins perpendiculairement à la surface de la paroi du canal, et, si au lieu d'un réseau se trouvent les ponctuations, celles-ci ont toujours une forme allongée dans le même sens (1).

(1) La surface intérieure des canaux aérifères dans les parties jeunes des tiges de *Myriophyllum spicatum* et *Ceratophyllum demersum* est tapissée d'une couche d'une substance granuleuse, demi-transparente et montrant en général l'aspect et les propriétés du protoplasme cellulaire. La distribution de cette substance est très irrégulière : par endroits, la paroi en semble être parfaitement dépourvue; sur d'autres parties de sa surface, on la trouve recouverte d'une mince couche de substance peu dense, à contours à peine visibles; ailleurs encore, la masse protoplasmique forme une couche épaisse ou même des amas volumineux, dont la substance se présente alors beaucoup plus dense et montre sur sa surface libre un contour très prononcé. Mais ce qui est le plus intéressant, c'est la présence dans ce protoplasme extracellulaire de *grains de chorophylle* et de *grains d'amidon* d'un aspect tout à fait normal. Ces corps sont distribués habituellement d'une manière très inégale, disposés surtout au milieu des amas plus considérables, où ils sont toujours immergés complètement dans la masse protoplasmique. Les grains d'amidon sont de grandeur inégale, les plus grands d'entre eux ne le cédant en rien à ceux des cellules environnantes, et montrant aussi la même forme. Au milieu des amas très volumineux, j'ai remarqué parfois (surtout dans le *Ceratophyllum*) des corps ovales, transparents, qui paraissaient semblables aux noyaux cellulaires, mais dont la nature n'a pas été précisée. Dans une partie plus âgée des tiges, le contour des canaux aérifères semble disparaître complètement en ne laissant aucune trace de son existence. Dans les jeunes pétioles de *Nuphar luteum*, j'ai trouvé par endroits aussi dans leurs canaux aérifères du protoplasme *contenant de la chlorophylle* et formant une couche mince intimement accolée aux parois des canaux.

Le mode de répartition de la substance protoplasmique dans les canaux aérifères des *Ceratophyllum* et *Myriophyllum* fait supposer que cette substance est mobile à la manière des plasmodes et qu'elle chemine d'un endroit à un autre en s'étendant en forme de couche mince, ou en s'accumulant pour former des amas volumineux. A cause de cela, il ne serait pas impossible que

Ainsi, il n'est pas douteux qu'il existe une intime relation entre la direction dans laquelle s'opère la croissance de la membrane et celle que prennent ses bandes secondaires; mais d'un autre côté il est aussi sûr que la direction de croissance n'est pas la seule condition qui détermine le phénomène en question. C'est ce que prouvent les tissus secondaires, dans lesquels la direction des bandes épaissies ne s'accorde point avec la loi qui a été énoncée plus haut. En effet, les cellules du parenchyme libérien, formées dans l'assise génératrice, croissent presque exclusivement dans la direction radiale et néanmoins les fils épaissis qui réunissent leurs parois trans-

le contenu des canaux ne soit qu'un organisme parasitaire, qui y pénètre du dehors. Mais je n'ai jamais observé aucun changement pathologique dans les tiges en question et le contenu protoplasmique de leurs canaux disparaît dans les parties plus âgées en ne laissant aucun organe de fructification du prétendu parasite. Enfin, la chlorophylle qui se trouve au milieu de ce protoplasme insterstitiel conserve toujours sa couleur normale et souvent on peut même distinguer les chromatophores ovales qui en sont imprégnés. C'est pourquoi il me paraît plus vraisemblable d'admettre que le protoplasme des canaux aérifères provient des cellules environnantes. Cette opinion ne paraîtra sans doute pas trop hardie, puisque M. Russow a trouvé (*Sitzungsber. d. Naturf. Ges.* in *Dorpat*, t. VI, p. 578 et t. VII, p. 158) et que MM. Berthold, Ferletzki et Schaarschmidt ont confirmé sa découverte, que les méats intercellulaires sont souvent tapissés d'une mince couche d'une substance qui par ses réactions ressemble au protoplasme. M. Schaarschmidt y a même trouvé de la chlorophylle (*Bot. Centralblatt*, t. XIX, p. 265) et c'est justement cette trouvaille qui offre un intérêt tout particulier. Mais la présence régulière et abondante, dans les canaux aérifères de certaines plantes aquatiques, non seulement de chlorophylle, mais aussi de grains d'amidon, facilite beaucoup l'étude de cet intéressant phénomène, et je ne désirais ici qu'attirer sur cet objet l'attention des histologistes.

Dans les parois du collenchyme hypodermique du *Ceratophyllum*, aussi bien que dans les parois cellulaires qui délimitent immédiatement les canaux aérifères des *Ceratophyllum* et *Myriophyllum* sur leurs coupes transversales, on remarque une striation, qui traverse les parois et qui devient encore plus prononcée après qu'on a éloigné le protoplasme au moyen de l'eau de Javelle. Dans les préparations, qui après avoir été traitées par ce réactif étaient plongées pendant quelques minutes dans la solution de carmin, toutes les parties striées des parois se coloraient assez fortement, tandis que les autres parties restaient incolores. La striation doit donc dépendre de la présence d'innombrables minces canaux qui traversent la paroi et par lesquels, sous la pression du suc cellulaire, le protoplasme peut avoir filtré dans les canaux aérifères.

versales sont le plus souvent tendus aussi radialement, et en général d'autant plus que la forme de la cellule est plus aplatie. La même chose peut être observée dans les cellules du liège, quand celles-ci, comme dans les *Nerium Oleander*, *Paulownia imperialis*, *Hedera Helix*, sont tapissées à l'intérieur d'une couche de cellulose qui, par I + ZnCl, se colore en bleu, ce qui fait ressortir leurs ponctuations. Ces dernières ont toujours la forme de fentes dirigées radialement (par rapport au centre de la tige) quoique après la formation des cellules dans la couche génératrice leurs parois transversales croissent presque exclusivement dans la direction radiale. Des cas analogues ne font point défaut dans les tissus primaires. Ainsi, dans la couche intérieure de l'écorce des racines, les cellules issues de la division par les cloisons tangentielles sont néanmoins le plus souvent pourvues sur leurs parois transversales de bandes épaissies tendues radialement, et cela d'autant plus que leur forme est plus aplatie. Dans le parenchyme de l'écorce primaire, on trouve sur les sections transversales çà et là une cellule qui se distingue par sa forme très allongée dans la direction radiale, évidemment parce que, après la formation d'une cloison radiale, la croissance tangentielle de la cellule n'a été que très faible. De telles cellules se distinguent ordinairement en même temps par la direction de leurs bandes épaissies, qui sont le plus souvent tendues tangentiellement, c'est-à-dire en sens transversal par rapport à la forme de la paroi.

En comparant un grand nombre de faits, on est donc conduit à la conclusion qu'indépendamment de la direction dans laquelle s'opère principalement la croissance des membranes, *les bandes épaissies manifestent une tendance visible à prendre une direction plus ou moins transversale par rapport au grand diamètre de la paroi.*

La disposition des bandes épaissies doit donc dépendre de la direction prédominante de la croissance, aussi bien que de la forme elle-même de la paroi, et dans divers cas elle est évidemment déterminée par l'influence prépondérante de l'une

ou de l'autre de ces conditions. En mettant encore une fois en regard le mode de développement des divers tissus avec la disposition de leurs bandes épaissies, nous trouvons, en effet, que dans les tissus dont les cellules, dès leur âge le plus jeune, croissent énergiquement, la disposition des bandes secondaires se conforme toujours à la direction de la croissance. Par rapport à leur mode de développement, tous les tissus formés de méristème primaire se trouvent justement dans cette situation. Aussi dans ces tissus la forme de la paroi semble-t-elle n'avoir plus aucune influence sur la disposition des bandes épaissies : en effet, près du point végétatif les cellules de l'écorce et surtout de la moelle, par suite de leurs fréquentes divisions transversales, prennent souvent une forme aplatie dans le sens de l'axe longitudinal de l'organe, ce qui n'empêche point que les bandes secondaires se disposent suivant l'axe transversal, quoique le plus long de la paroi (fig. 43). Les tissus formés dans la couche génératrice secondaire se développent d'une autre manière. La croissance des cellules du liber secondaire, ainsi que de celles du liège, dans le plan transversal, n'est toujours que très faible et avec tout cela les cellules reçoivent ici dès le début une forme très aplatie. C'est évidemment cette dernière circonstance, combinée avec la faible croissance, qui est cause que les bandes épaissies sur les parois transversales affectent dans ces cas une direction plus ou moins radiale, ce qui est ordinairement d'autant plus prononcé que la forme de la cellule est plus aplatie (voy. fig. 7 et 54), c'est-à-dire que sa croissance dans le sens radial a été moins considérable.

Le milieu entre ces deux extrêmes, relativement au mode de développement, est occupé sans doute par le parenchyme de l'écorce intérieure des racines, où les divisions tangentielles ne se succèdent ordinairement pas aussi vite que dans le méristème secondaire; avec cela, les bandes épaissies des parois transversales prennent ici la direction tantôt radiale, tantôt tangentielle.

Quant à la formation sur les parois latérales du parenchyme

libérien des deux systèmes des bandes épaissies, inclinés vers l'axe de la cellule sous un angle de 45 degrés, ce phénomène doit dépendre de certaines conditions particulières, qui jusqu'à présent me sont restées inconnues. Je veux seulement remarquer que la même disposition des bandes épaissies revient souvent dans l'épaississement tertiaire; mais ce dernier système d'épaississement ne se forme toujours qu'après que la cellule a cessé de se cloisonner et c'est justement dans les mêmes conditions que semble aussi avoir lieu la formation de l'épaississement secondaire dans les éléments libériens.

Il est très remarquable de voir que, dans tous les tissus primaires (à l'exception, en partie, de l'écorce intérieure des racines), la direction dans laquelle s'accomplit le cloisonnement des jeunes cellules coïncide toujours avec celle que prennent les bandes épaissies sur les parois des mêmes cellules. Ces bandes, en formant les lamelles saillantes sur la surface intérieure de la membrane, apparaissent donc sous ce rapport comme des cloisons non complètes de la cellule. Une telle coïncidence n'est pas sans doute accidentelle. Dans ce travail j'ai montré que le protoplasme d'une très jeune cellule ne produit jamais la cellulose autrement qu'en forme de lamelles séparées, qui se prolongent à travers toute la paroi. On ne saurait, en effet, indiquer une différence essentielle entre la production de telle lamelle et la formation successive des cloisons cellulaires, dans les cas assez fréquents de la division où le corps protoplasmique de la cellule est simplement coupé en deux par suite de l'élargissement (ou plutôt de l'épaississement) successif d'une lamelle circulaire de cellulose. Avec cela un intérêt particulier s'attache sans doute à ce fait, que les bandes d'épaississement et les cloisons d'une cellule sont disposées toujours de la même manière. Cette coïncidence parle certainement en faveur de l'opinion que l'analogie entre ces deux formes de production cellulosique n'est pas seulement apparente, mais qu'elles relèvent aussi des mêmes conditions physiologiques.

V. — Principe mécanique dans la disposition des bandes épaissies des membranes cellulaires.

Une des idées les plus fructueuses dont s'est enrichie dans les derniers temps l'anatomie des plantes est sans doute celle de M. Schwendener, concernant le principe mécanique dans la construction des tiges et des feuilles. A présent on ne semble plus douter qu'il n'existe des systèmes entiers de tissus dont le rôle est analogue à celui que joue le squelette des animaux vertébrés ou qui semblent du moins être le mieux adaptés à ce même rôle. Le principe mécanique continue à se justifier dans tous les cas nombreux qui ont été depuis examinés. Mais toutes les recherches entreprises jusqu'ici n'avaient toujours en vue que la construction des organes entiers. Les membranes simples des cellules n'étaient point examinées sous ce rapport. Pourtant, il n'est pas douteux que la construction des organes végétaux serait loin d'être parfaite si le principe mécanique n'était appliqué aux membranes elles-mêmes des cellules. Les éléments mécaniques (stéréome) étudiés jusqu'ici ont pour but d'augmenter la résistance à la flexion des tiges et des feuilles. Mais à cause des petites dimensions des cellules, les flexions que subissent les organes ne doivent influer que très peu sur les cellules distinctes. Indépendamment de ces flexions accidentelles, les cellules du parenchyme mou des tiges et des racines sont sans cesse exposées à une autre action mécanique, qui peut sans doute atteindre parfois un degré très considérable. C'est la *compression* que subissent toujours les cellules des tissus parenchymateux et qui, pour divers de ces tissus, n'a pas le même sens. Ainsi, le parenchyme de l'écorce subit une compression dans la direction des rayons d'un organe cylindrique; dans les organes axiaux des Monocotylédones, cette compression peut être moins considérable, mais dans ceux des Dicotylédones elle augmente de plus en plus en se manifestant immédiatement par la forme

même des cellules et le phénomène bien connu de tension transversale de l'écorce. Dans d'autres conditions se trouve la moelle des Dicotylédones : ses cellules, à section transversale, isodiamétrique, ronde ou polygonale, s'accroissent dans le plan transversal en tous sens également ; la compression qui doit résulter de cette croissance, gênée comme elle l'est par l'anneau des faisceaux vasculaires, doit se distribuer aussi uniformément dans toutes les directions transversales. Conformément à ce qui vient d'être dit à l'égard des parois transversales, les parois latérales de l'écorce et de la moelle se trouvent aussi dans des conditions un peu différentes : dans l'écorce, ce sont les parois radiales seules qui subissent la pression, tandis que dans la moelle toutes les parois longitudinales sont sujettes également à la pression exercée dans le plan même de ces parois.

Si, comme nous le savons maintenant, l'épaississement des parois molles a toujours (au moins dans leur jeune âge) la forme de bandes séparées, il est évident que, la masse et les quotités de la matière qui forment une paroi étant données, la résistance à la pression dépendra seulement de la disposition de ces barres de la paroi. Aussi est-il tout à fait clair que la plus grande résistance sera obtenue si la direction des barres coïncide avec celle de la pression. Cette condition se trouve effectivement réalisée dans presque tous les cas. Les parois transversales de l'épiderme et du parenchyme de l'écorce (primaire, en partie aussi secondaire), qui sont exposées à la compression exercée sur les faces radiales, sont protégées par des bandes épaissies dont la direction est aussi plus ou moins radiale, tandis que les parois correspondantes du parenchyme de la moelle, comprimées de tous côtés, sont munies de bandes qui se dirigent elles-mêmes dans tous les sens. Par ce qui a été dit plus haut sur la forme de l'épaississement des parois latérales, on peut voir que la même conformité au but mécanique a aussi lieu dans la disposition des parties épaissies des parois longitudinales des mêmes tissus. Ici je dois rappeler l'attention du lecteur sur ce fait, que les parois

tangentielles du parenchyme de l'écorce primaire, qui se trouvent dans d'autres conditions mécaniques que les parois radiales, se distinguent aussi de ces dernières par la forme de leurs ponctuations plus ou moins rondes. Les parois longitudinales du parenchyme du liber se trouvent dans des conditions analogues; aussi les faces radiales soumises à la pression active ont-elles toujours un épaississement plus compact et ne présentent-elles souvent que des ponctuations séparées; s'il y reste des places minces plus larges, celles-ci sont séparées l'une de l'autre par de larges barres dirigées transversalement, c'est-à-dire dans le sens de la pression. Enfin, dans les cas où les faces radiales du parenchyme libérien sont couvertes d'un réseau continu, les cordons du réseau sont presque toujours plus massifs que sur les faces tangentielles des mêmes éléments.

Il faut que j'indique pourtant un cas, où les bandes épaissies des parois paraissent avoir toujours une direction contraire à celle qu'exigent les conditions mécaniques dans lesquelles se trouvent les parois. Il nous est offert par les parois transversales du parenchyme qui constitue les cloisons entre les canaux aérifères des plaates aquatiques. La pression exercée par les couches externes de l'écorce (si une telle pression a ici effectivement lieu) doit se propager par ces cloisons mêmes et, par conséquent, dans le sens de leurs faces; néanmoins les fils épaissis qui soutiennent les parois transversales du parenchyme des cloisons sont dirigés toujours perpendiculairement aux surfaces de ces cloisons. Mais il est possible que cette exception ne soit qu'apparente, parce que pour les plantes aquatiques il n'y a pas jusqu'ici d'observations directes sur l'état de tension de leurs divers tissus. D'un autre côté, on sait que, sous l'influence de la lumière, le contenu gazeux des canaux aérifères se trouve dans un état comprimé et sa pression se communique par conséquent aux parois des canaux, dans la direction transversale à leurs surfaces, c'est-à-dire dans la même direction que montrent les bandes sur les parois transversales du parenchyme.

Un échange actif entre les cellules voisines ne s'opère probablement que sur les places non épaissies de leurs membranes. C'est sans doute ici qu'on a à chercher la raison biologique de ce phénomène, que les parties épaissies des membranes des tissus actifs, surtout dans leur jeune âge, n'occupent toujours qu'une surface peu considérable. En revanche, la forme et, comme nous venons de le voir, la disposition de ces parties sont telles, qu'avec la moindre surface elles sont capables de communiquer à la paroi cellulaire la plus grande résistance possible à la pression exercée dans le plan de cette paroi. Le rôle des bandes ou fils épaissis, comme éléments mécaniques dans la construction des parois, ressort encore plus nettement si l'on étudie en détail la forme de ces éléments. Plusieurs détails de la structure présentent ici, en effet, un chef-d'œuvre de construction mécanique. Avant tout, l'attention de l'observateur est attirée par ce fait, que les cordons épaissis ne se prolongent presque jamais jusqu'au bord de la paroi (cela se rencontre seulement dans l'âge très jeune de telles membranes, qui plus tard se lignifient); mais ce bord est encadré par une zone à épaississement continu, en forme d'anneau de largeur différente, au bord interne duquel s'appuient déjà les extrémités des cordons (fig. 1, 5, 7, 16, 17, 19, 24, 28, 33, 40, 43, 54, 55). De cette manière, le bord de la paroi soumis à la pression n'est point exposé au danger d'être plié dans les intervalles entre les cordons séparés. Mais, pour que la pression se concentre sur ces cordons mêmes, qui jouent aussi le rôle de véritables barres ou colonnes qui affermissent la membrane, ceux-ci sont pourvus d'une construction spéciale à ce but. En effet, les extrémités des barres, près de leur fusion avec l'anneau, s'élargissent assez brusquement, de manière que les barres voisines se touchent aussi latéralement (fig. 1, 19, 54). De là vient que les parties de l'anneau comprises entre les barres voisines acquièrent la forme et aussi la fonction des voûtes, en concentrant la pression sur les supports où elles sont appuyées. Dans d'autres cas, les barres plus larges sont partagées à leurs extrémités en

deux branches divergentes sous un angle aigu, ce qui conduit essentiellement au même but, mais avec une moindre dépense de matière de construction (fig. 6).

Si, contre la pression dans une direction déterminée, la paroi se trouve protégée par des barres dirigées dans le même sens, ces dernières ne présentent jamais la forme de pièces tout à fait parallèles, et sans quelques liens entre elles. Une pareille construction ne serait en effet que très imparfaite. Une rangée de barres droites, parallèles et complètement isolées, offrirait à la pression une résistance réelle, à cette seule condition que la direction de la pression coïncide parfaitement avec celle des barres. Mais pour les parois transversales du parenchyme, cette condition ne serait presque jamais réalisée, à cause de leur forme arrondie, qui fait que la pression exercée contre le bord de la paroi prendra pour divers points de ce bord une direction non parallèle. En outre, chaque irrégularité dans la structure ou la forme de la paroi pourrait conduire facilement à ce que la pression prendrait par rapport aux barres de la paroi une direction plus ou moins oblique. Mais si cela arrivait, grâce à la souplesse connue d'une paroi molle, elle changerait inévitablement sa forme, et dans ce dernier cas les barres ne lui offriraient plus aucune protection. C'est pourquoi en réalité contre la pression dans une direction déterminée, on trouve toujours les parois protégées par deux systèmes de barres, dont l'angle de croisement ne dépasse pas en général 90 degrés, mais souvent est plus aigu. Sur les parois transversales d'une forme très allongée, les barres épaissies montrent souvent une tendance visible à prendre sur chaque partie de la même paroi une direction plus ou moins perpendiculaire à la ligne du bord de la paroi ; de là vient que les bandes médianes se croisent sous un angle plus aigu que celui des bandes plus extérieures (fig. 5, en partie fig. 6). A la même cause se rattache évidemment que, sur les parois d'une forme très allongée, les bandes sont croisées en général sous un angle plus aigu que cela n'a lieu le plus souvent pour les parois arrondies.

Quant à la disposition des bandes épaissies sur les parois longitudinales; on remarque avant tout que, dans le parenchyme primaire et secondaire, cette disposition présente ordinairement certaines particularités. Dans le parenchyme primaire, les bandes sont inclinées vers le bord longitudinal de la paroi sous un angle moindre de 45 degrés, en se croisant par conséquent entre elles sous un angle moindre de 90 degrés (fig. 33, 40, 41, 43, 44). Le parenchyme du liber secondaire montre les deux systèmes de bandes entre-croisées sous un angle à peu près droit et par conséquent formant avec le bord de la paroi un angle de près de 45 degrés (fig. 24, 28, 30). C'est par cette dernière disposition des bandes qu'est obtenue, comme on sait, la plus grande résistance à la flexion, tandis que la structure propre aux parois latérales du parenchyme primaire, et très souvent aussi aux parois transversales en général, c'est-à-dire avec barres croisées sous un angle aigu, paraît avoir pour but d'affermir la paroi contre la pression à laquelle elle est exposée. On doit peut-être chercher la raison de la différence dans la construction mécanique des parois latérales du parenchyme primaire et secondaire, dans ce que l'épaississement du parenchyme primaire ne conserve la forme de fils ou bandes séparés que pendant un court instant, étant de bonne heure remplacé par un épaississement plus compact. Or les jeunes et courts entre-nœuds, dont le parenchyme conserve encore son réseau primaire, sont à peine sujets aux flexions mécaniques plus ou moins considérables. D'un autre côté, les parois du parenchyme libérien, qui ne commence à se former que dans les parties de la tige plus âgées, et par conséquent exposées à toutes les influences extérieures, se trouvent munies d'un épaississement qui non seulement les protège contre la compression, mais qui offre encore la plus grande résistance à la flexion des cellules.

Une particularité très remarquable se trouve dans la forme d'épaississement que présentent souvent les parois munies d'un réseau à mailles polygonales. Une telle forme, qu'on voit

dans les figures 54 et 55, est vraiment un remarquable exemple d'une construction où la plus grande solidité de la paroi est combinée avec la plus grande surface de ses parties minces. Les bandes épaissies se dirigent ici plus ou moins radialement vers le centre de la paroi, où elles se confondent en une plaque presque continue ; les places minces, assez larges, ne restent que près du bord de la paroi, en formant ici un anneau soutenu par de courtes et larges barres, dirigées de tous côtés comme des rayons vers le centre de la paroi. Dans un état primitif, on rencontre souvent la même particularité dans l'âge le plus jeune du parenchyme, destiné à être plus tard lignifié, où cette particularité se prononce par un élargissement des fils du réseau, dans la partie centrale de la paroi (fig. 11).

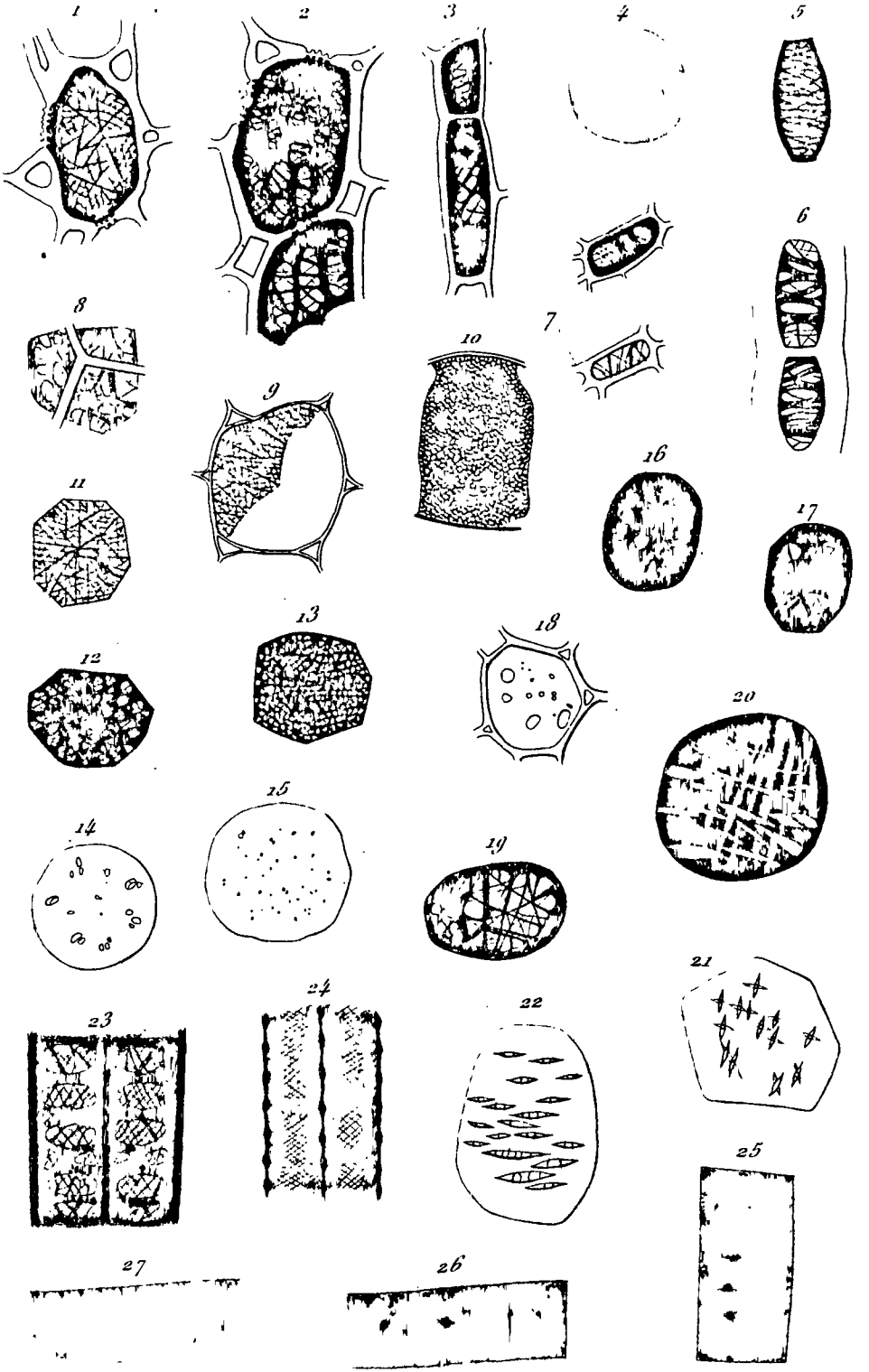
VI. — Conclusions.

En terminant, je résumerai les principales conclusions qui se dégagent de ce travail :

1. L'épaississement du parenchyme mou, à son état développé, se présente le plus souvent en forme de réseau, qui est composé de cordons séparés, disposés d'une manière déterminée.

2. A l'état très jeune de la paroi, son épaississement a toujours la forme d'un fin réseau, dont la transformation postérieure peut produire l'épaississement en forme de ponctuations. Les ponctuations des cellules lignifiées ont toujours la même origine.

3. Les parois du parenchyme laissent toujours distinguer au moins deux, souvent même trois systèmes superposés de couches d'épaississement, caractérisées par certaines particularités morphologiques, savoir : *a*, membrane primaire, tout à fait continue et homogène; *b*, épaississement secondaire, qui d'abord a toujours la forme d'un réseau, mais qui peut plus tard se transformer en ponctuations; *c*, épaississement tertiaire, qui forme tantôt de larges bandes, tantôt des couches encore



Baranetzki del. Pierre sc.

plus continues et qui peuvent alors recouvrir les ponctuations du système secondaire.

4. Les épaississements secondaires et tertiaires se forment par voie d'apposition successive de couches nouvelles sur la surface intérieure de la membrane.

5. Les membranes qui ne possèdent que l'épaississement secondaire semblent ne se lignifier jamais ; la lignification ne commence qu'avec la formation des couches tertiaires et dépend de ce que le protoplasme produit, en même temps que la cellulose, certains autres corps solubles qui imprègnent la membrane.

6. La direction des fils épaissis secondaires est déterminée par la direction prédominante de la croissance, et par la forme de la paroi.

7. Les fils ou bandes secondaires, par leur forme et leur disposition, se prêtent toujours le mieux possible à protéger la membrane contre la pression exercée dans le plan de la membrane elle-même.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Toutes les figures nuancées représentent des membranes non lignifiées, teintes fortement par le chlorure de zinc iodé. L'intensité des nunaces dans les figures correspond chaque fois à celle de la teinte des diverses parties de la paroi. Les préparations ont été copiées à l'aide de la chambre claire; en représentant leurs réseaux, j'ai cherché autant que possible à copier même les fils distincts de ces réseaux.

PLANCHE VII.

Fig. 1-3. *Hoya carnosa* (500). Les figures 1 et 2 représentent les parois transversales du parenchyme de l'écorce primaire de la tige; fig. 3, parois transversales du parenchyme de la partie externe d'un rayon médullaire. Toutes les parois sont allongées dans la direction tangentielle.

Fig. 4. *Viscum album*, pousse annuelle (500). Paroi transversale du parenchyme de la moelle.

Fig. 5 et 6. *Sambucus nigra*, tige (350). Parois transversales du collenchyme hypodermique, allongées tangentiellement.

Fig. 7. *Acer platanoides*, racine (475). Parois transversales du parenchyme de liber secondaire.

Fig. 8. *Farfugium grande*, rhizome (475). Parois transversales du jeune parenchyme du sommet.

Fig. 9 et 10. *Bignonia capensis*, tige (340). Parois transversales du parenchyme de la moelle : la figure 9 appartient à un entre-nœud de 15 millimètres à peu près de longueur; la figure 10, à la partie inférieure de l'entre-nœud suivant, de 50 millimètres de longueur.

Fig. 11-15. *Rumex crispus*. Parois transversales du parenchyme de la moelle : la figure 11 (500) est empruntée à un entre-nœud de 6 millimètres de longueur; les figures 12 et 13 (350) à un autre, long de 30 millimètres; fig. 14 et 15 (350), parois du parenchyme lignifié.

Fig. 19-22 *Coriaria myrtifolia*. Parois transversales du parenchyme de la moelle : fig. 19 (750), une paroi de la moelle très jeune; fig. 20 (750), une paroi qui a commencé à se lignifier, traitée pendant trente minutes avec la solution froide de potasse caustique et puis teinte par I+ZnCl; fig. 20 et 21 (500), parois lignifiées.

Fig. 23 et 24. *Hoya carnosa* (500). Parois longitudinales du parenchyme du liber secondaire : fig. 23, face radiale; fig. 24, face tangentielle.

Fig. 25-27. *Pinus sylvestris*, racine (475). Parois latérales des éléments du liber secondaire : fig. 25 et 26, faces radiales du parenchyme libérien; fig. 27, face tangentielle d'un tube cribreux.

Planche VIII.

Fig. 28-29. *Thunbergia coccinea*. Parois longitudinales des éléments du liber; fig. 28 (600), face radiale du parenchyme du liber secondaire, qui forme au milieu du bois des groupes volumineux; fig. 29 (500), paroi longitudinale d'un tube cribreux.

Fig. 30. *Œnothera biennis* (350). Parois radiales du parenchyme du liber secondaire, parsemé par petits groupes au milieu du bois de la tige.

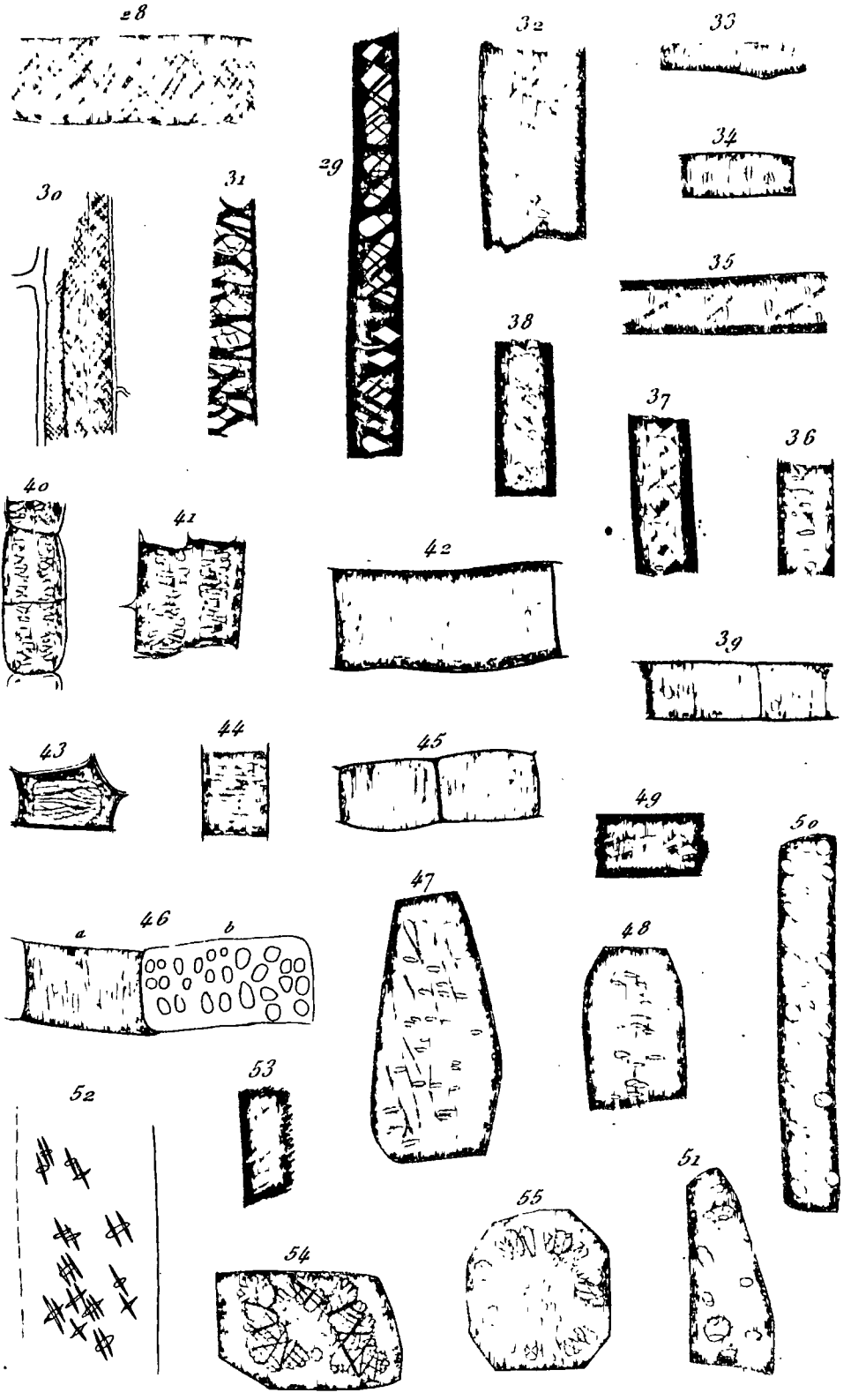
Fig. 31. *Ficus Sycomorus* (475). Face radiale d'un tube cribreux du tronc.

Fig. 32. *Eucharis amazonica*, racine (475). Paroi radiale du parenchyme de l'écorce.

Fig. 33-38. *Ruscus androgynus*, racine (500). Stades successifs de l'épaississement des parois latérales du parenchyme de l'écorce. Dans la figure 37, les bandes tertiaires sont encore distinctes; dans la figure 38, leurs interstices sont en partie comblés aussi par des couches tertiaires.

Fig. 39. *Vicia Faba*, racine (350). Parois latérales du parenchyme de l'écorce primaire, à 20 millimètres à peu près du sommet de la racine.

Fig. 40-42. *Molucella spinosa* (500). Formation successive de l'épaississement secondaire sur les parois latérales du parenchyme de la moelle : la figure 40 appartient à un entre-nœud de 2 millimètres de longueur; la figure 41 à un



Baranetzki del.

Pierre sc.

autre de 5 millimètres et la figure 42 est empruntée à un entre-nœud de 10 millimètres de longueur.

Fig. 43. *Blechnum brasiliense* (475). Paroi latérale du parenchyme du jeune pétiole, encore tourné en spirale.

Fig. 44-46. *Pavetta odorata* (500). Formation de l'épaississement sur les parois latérales du parenchyme de la moelle : la figure 44 appartient à un entre-nœud de 3 millimètres de longueur; la figure 45 à un autre plus âgé; à ce dernier est empruntée aussi la figure 46, qui représente deux cellules voisines, dont l'une (*a*) possède encore la paroi molle avec ses ponctuations secondaires, tandis que l'autre (*b*) est déjà lignifiée et munie de larges ponctuations tertiaires.

Fig. 47-48. *Æsculus Hippocastanum* (525). Parois latérales du parenchyme de la racine, dans une partie éloignée de 70 millimètres de la sommité.

Fig. 49. *Ruscus androgynus* (525). Paroi latérale du parenchyme de la racine; quelques bandes tertiaires se prolongent à travers les ponctuations secondaires de la paroi.

Fig. 50-51. *Aloe arborescens* (350 et 475). Parois latérales du parenchyme interfasciculaire de la tige, au moment de l'apparition des premières couches tertiaires.

Fig. 52. *Rheum crispum* (500). Paroi latérale du parenchyme lignifié de l'assise interne de l'écorce primaire.

Fig. 53. *Rheum crispum* (500). Paroi d'une fibre de la gaine fasciculaire, isolée au moyen de la macération et teinte par le chlorure de zinc iodé.

Fig. 54. *Datura arborea* (500). Paroi transversale du parenchyme libérien.

Fig. 55. *Lasiandra macrantha* (550). Paroi transversale du parenchyme de la moelle.

SUR LA POLLINISATION ET SES EFFETS

CHEZ LES ORCHIDÉES

Par M. Léon GUIGNARD

Les nombreuses observations dont la fécondation des Orchidées a été l'objet ont permis de remarquer, entre autres faits intéressants, que les ovules de ces plantes sont encore, dans la plupart des cas, à l'état rudimentaire au moment de la pollinisation, et que la germination du pollen sur le stigmate et la pénétration des tubes polliniques dans l'ovaire sont nécessaires à leur développement complet. Hildebrand, le premier (1), a fait sur ce sujet des observations précises, soit en opérant la pollinisation dans une même espèce, soit en essayant d'hybrider des espèces différentes. L'étude des Orchidées indigènes, chez lesquelles la fécondation suit d'assez près la pollinisation, lui a montré que l'action du pollen est double, car il détermine l'accroissement de l'ovaire et la formation complète des ovules avant d'opérer la fécondation.

Mais c'est surtout chez les Orchidées exotiques, où l'espace de temps qui s'écoule entre la pollinisation et la fécondation est souvent considérable, comme on le verra plus loin, que le mode de végétation des tubes polliniques dans l'ovaire et l'influence qu'ils exercent sur cet organe sont bien mis en lumière. Dans son intéressant travail sur l'embryon des Orchidées (2), M. Treub a eu l'occasion de fournir quelques données sur la lenteur avec laquelle s'opère la fécondation. On a

(1) Hildebrand, *Die Fruchtbildung der Orchideen, ein Beweis für doppelte Virkung des Pollen* (*Bot. Zeit.*, 1863). — *Bastardirungsversuche an Orchideen* (*Bot. Zeit.*, 1865).

(2) M. Treub, *Embryogénie de quelques Orchidées.* Amsterdam, 1878.

remarqué aussi, depuis qu'on essaye de reproduire les Orchidées par graines et de les hybrider, que la maturation du fruit, dans nos serres, est généralement très lente et très variable suivant les cas ; mais les expériences sont encore peu nombreuses.

Il y a d'ailleurs, dans l'étude des phénomènes qui précèdent ou accompagnent la fécondation en général, plus d'un côté encore incomplètement connu. Tout en les poursuivant dans diverses familles, sur lesquelles j'espère revenir plus tard, j'ai commencé l'an dernier, sur les Orchidées de serre, des observations suivies sur des espèces appartenant soit au même genre, soit à des genres différents (1). Les résultats obtenus me paraissent suffire, dès aujourd'hui, pour le but que je me propose, et il ne sera pas nécessaire de citer en détail un grand nombre d'exemples. La végétation du pollen offre partout, chez ces plantes, les mêmes caractères, et, quant aux variations dans le temps plus ou moins long qui sépare la pollinisation de la fécondation, on pourra juger, par quelques cas empruntés à des genres différents ou à des espèces du même genre, de la grande diversité qui existe à cet égard dans la famille.

Les expériences, pour chaque espèce, ont porté sur les fleurs d'un même pied, afin de supprimer, autant que possible, les différences qui pourraient exister dans les résultats obtenus avec des pieds d'une vigueur différente ; d'autres ont été faites, comme moyen de comparaison, sur des pieds différents de la même espèce. Dans quelques espèces, telles que la Vanille, plusieurs *Stanhopea*, etc., les fleurs d'un même épi s'épanouissent à de courts intervalles et ne durent que peu de jours; par contre, dans les *Vanda*, *Angræcum*, *Saccolabium*, etc., elles s'ouvrent plus lentement et restent longtemps épanouies, de telle sorte que, chez celles-ci, la pollinisation peut être faite successivement ou en même temps sur toutes

(1) J'ai profité de l'occasion qui m'était offerte par l'abondante floraison des Orchidées cultivées dans les serres de la ville de Lyon.

les fleurs épanouies, si l'on veut rechercher, par exemple, à quelle période de l'épanouissement il est préférable de la mettre en pratique.

Je mentionnerai d'abord les résultats fournis par un pied très vigoureux de *Vanilla aromatica*, qui fleurit abondamment, pendant près de deux mois, au printemps de l'année actuelle.

La fleur se fane rapidement et la pollinisation doit être faite le jour même ou le lendemain de son épanouissement. Le stigmate qui termine le gynostème est recouvert d'une gelée molle et sucrée qui tient en suspension des cellules ovoïdes provenant de la couche superficielle. A la température de 20 degrés, le pollen y germe dans l'espace de quelques heures; il en est de même si on le place, sur une lame de verre, dans une goutte de cette gelée prise sur le stigmate.

A la suite de la pollinisation, le développement de l'ovaire se fait avec une rapidité et une intensité remarquables. Dans la fleur qui vient de s'épanouir, l'ovaire mesure, en moyenne, 4 centimètres de long sur 5 millimètres de diamètre; sa cavité est un peu moins longue. Dès le lendemain de la pollinisation, le gynostème augmente de volume d'une façon très marquée; l'ovaire s'allonge déjà sensiblement, bien que les tubes polliniques n'aient pas encore dépassé la moitié supérieure du gynostème, en suivant le tissu conducteur vers le bas. Huit jours après, l'ovaire atteint 9 ou 10 centimètres; un mois après, 15 centimètres, avec plus de 1 centimètre de diamètre; un mois et demi après, lorsque la fécondation des ovules vient d'avoir lieu, comme on le verra dans un instant, sa longueur moyenne est de 20 centimètres, et son diamètre, de 1 centimètre 1/2. A partir de cette période, il ne s'accroît presque pas, et, plus tard, le fruit n'est pas plus gros que l'ovaire au moment de la fécondation. Il est à peine besoin de faire remarquer que ces chiffres, comme ceux qui seront indiqués plus loin, pour d'autres espèces, au sujet du temps nécessaire à la fécondation et à l'accroissement en volume

de l'ovaire à partir de la pollinisation, ne peuvent avoir qu'une valeur relative et représentent seulement des moyennes.

Pendant que cet accroissement se manifeste, il est intéressant de suivre jour par jour ce qui se passe à l'intérieur de l'ovaire.

Dans la fleur épanouie, la coupe transversale présente, correspondant aux bords des trois carpelles dont la soudure a lieu seulement par le parenchyme, car les deux gros faisceaux libéro-ligneux marginaux restent distincts, trois paires de placentas qui s'étendent sur toute la longueur de la cavité ovarienne (pl. IX, fig. 1). Chaque paire est formée par deux séries longitudinales et parallèles de lobes placentaires, qui correspondent chacune à l'un des deux faisceaux libéro-ligneux ; entre elles, il n'y a pas de tissu conducteur prolongeant celui du gynostème. Mais, de chaque côté des trois paires de placentas, l'épiderme interne de la cavité ovarienne se divise pour former quelques assises de cellules à membrane gélifiée. Ces cellules sont encore peu différenciées au moment de la floraison. Il y a par conséquent six bandelettes de tissu conducteur, descendant jusqu'à la base des placentas, et contre lesquelles s'appliqueront les tubes polliniques en formant, comme on le verra plus loin, six cordons ou faisceaux de chaque côté des placentas (fig. 3). Dans les intervalles qui séparent les bandelettes de tissu conducteur et qui correspondent aux nervures dorsales des carpelles, les cellules épidermiques n'offrent pas de modifications sensibles avant la fécondation ; mais, lorsqu'elle a eu lieu, elles se différencient à leur tour en une assise de papilles très allongées, pleines d'une substance granuleuse, d'un gris jaunâtre, auxquelles on a attribué la production d'une substance aromatique spéciale, qu'il ne faut pas confondre, comme on l'a fait, avec la vanilline du fruit mûr.

Les coupes longitudinales montrent que les placentas ne sont pas formés, dans chaque série, par une bande de tissu continue, mais par des lobes distincts et rapprochés (fig. 4), qui vont en s'aplatissant et en formant des franges ondulées,

de manière à augmenter le plus possible la surface d'insertion et par suite le nombre des ovules qui naîtront sur les bords après la germination du pollen. On voit à peine, à cet âge, sur le bourrelet marginal de chaque lobe, les rudiments des mamelons qui s'accroîtront pour former les ovules (fig. 2). Ceux-ci n'existent donc pas encore au moment de la floraison ; la pollinisation et la germination du pollen sont indispensables à leur formation. L'ovaire d'une fleur non pollinisée ne s'accroît pas et tombe quelques jours après l'épanouissement.

Mais, dès que la germination du pollen se produit, les mamelons commencent à grossir sur les lobes placentaires. Le cinquième ou sixième jour après la pollinisation, le nucelle ovulaire est déjà visible au sommet du mamelon ovulaire, qui bientôt se courbe sur le funicule. Le huitième jour, le tégument interne apparaît par division des cellules épidermiques ; le tégument externe se montre ensuite, et la cellule-mère primordiale du sac embryonnaire s'agrandit au sommet du nucelle, sous l'épiderme (fig. 5). Le douzième jour, l'ovule est devenu anatrope, le tégument interne atteint presque le sommet du nucelle, mais l'externe est encore très court. Vers le vingtième jour, le tégument externe, qui a recouvert complètement et dépassé l'interne, s'épaissit beaucoup plus que dans les autres Orchidées qui me sont connues, de façon à communiquer à l'ovule une forme globuleuse.

Pendant ce temps, la cellule-mère primordiale du sac embryonnaire se divise en trois cellules-filles superposées, dont l'inférieure détruit les deux autres et même l'épiderme du nucelle, comme dans nombre d'autres plantes, pour donner un sac embryonnaire beaucoup plus large que chez les autres Orchidées. A côté de l'appareil sexuel, composé d'une grosse oosphère et de deux synergides à membrane très délicate, se trouve le quatrième noyau de la tétrade supérieure, qui restera visible, à la même place, quelque temps encore après la fécondation (fig. 6).

L'appareil sexuel est définitivement constitué, dans la plu-

part des ovules de la Vanille, un peu plus d'un mois après la pollinisation; cinq semaines après celle-ci, la fécondation commence, pour s'achever dans l'espace d'une semaine.

Étudions maintenant le développement des tubes polliniques et leur marche dans la cavité ovarienne. Pour n'avoir pas à revenir sur leur contenu, dans les exemples qui seront mentionnés plus loin, je donnerai tout de suite, sur ceux de la Vanille, quelques détails qui s'appliquent à la plupart des Orchidées.

Le grain de pollen, de forme ovoïde, renferme deux noyaux qui se distinguent facilement l'un de l'autre par leur volume et leurs réactions micro-chimiques (fig. 9). Parfois ces noyaux sont séparés par une mince cloison de nature protoplasmique, qui disparaît en tout cas au moment de la germination. L'un d'eux, plus petit, mais plus colorable par les réactifs de la nucléine, est appliqué contre la membrane interne du grain : c'est le noyau *générateur*, que l'on a considéré à tort, jusqu'à ces derniers temps, comme le noyau végétatif de la cellule prothallienne (1). L'autre noyau, plus gros et pourvu d'un nucléole plus volumineux, est moins colorable par les mêmes réactifs : c'est le noyau *végétatif*. Le premier seul joue un rôle essentiel dans la fécondation.

Les germinations que j'ai faites dans une solution de sucre de canne à 10 pour 100 (solution qui, pour le dire en passant, m'a paru la meilleure dans un grand nombre de cultures de pollens variés, soit pures, soit additionnées de gélatine ou d'agar-agar) (2), m'ont permis de constater que les noyaux se comportent de la même façon dans les cultures artificielles que sur le stigmate. Le noyau végétatif passe le premier dans le tube, du moins dans la plupart des cas; il se porte à l'extrémité et s'y maintient en conservant assez longtemps ses caractères primitifs (fig. 10 et 11). Le noyau générateur le suit de

(1) Ed. Strasburger, *Neue Untersuch. über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerog.* Iéna, 1884.

(2) Contrairement à ce qu'on pourrait croire au premier abord, la glucose, le miel, qui contient du sucre interverti, sont loin de donner d'aussi bons résultats dans les cultures de pollen provenant de plantes très différentes.

près dans le tube; rarement il reste pendant quelque temps à la place qu'il occupait dans le grain. Dans les cultures, on le voit souvent tout près du noyau végétatif, à l'extrémité renflée du tube, ce qui n'arrive pas quand la germination a lieu sur le stigmate, parce que le renflement terminal du tube pollinique n'existe pas. Dans un cas comme dans l'autre, le noyau végétatif se colore de moins en moins par les réactifs, tandis que le noyau générateur conserve intégralement son aptitude à fixer énergiquement le vert de méthyle, l'hématoxyline, etc. Il devient peu à peu invisible et se confond avec le protoplasma du tube.

Pendant ce temps, le noyau générateur, devenu en apparence homogène, se divise en deux petites masses nucléaires, qui s'allongent légèrement et se maintiennent à une faible distance l'une de l'autre, tant que le tube pollinique n'est pas arrivé dans le micropyle ovulaire (fig. 12). Par ce qu'on a dit plus haut des dimensions atteintes par l'ovaire de la Vanille à l'époque de la fécondation, on conçoit facilement que les tubes polliniques qui parviennent à la base de la cavité ovarienne doivent acquérir une longueur de plus de 20 centimètres.

En suivant jour par jour le trajet des tubes polliniques, on constate que ce n'est guère que du douzième au quinzième jour qu'une partie d'entre eux arrivent à la base de la cavité ovarienne. Ils doivent donc attendre, aussi bien au sommet qu'à la base de la cavité, que les ovules aient atteint leur développement complet. Cependant, avant que l'appareil sexuel soit constitué, ils commencent à s'écarter les uns des autres à leur extrémité, dans chacun des six faisceaux longitudinaux qui longent les placentas, au contact des six bandelettes de tissu conducteur; ils s'incurvent et se tordent en divers sens, en rampant à la surface des lobes placentaires et de leurs ramifications, et en se rapprochant de plus en plus des funicules ovulaires.

A l'extrémité de chaque tube on aperçoit, isolées l'une de l'autre dans le protoplasma, les deux moitiés du noyau géné-

rateur primitif; le noyau végétatif se colore à peine ou a disparu (fig. 13). En arrière des deux petits amas nucléaires et du protoplasme, il n'y a qu'un liquide avec quelques fines granulations non amylacées; les bouchons de cellulose, qui ferment généralement les tubes polliniques au fur et à mesure qu'ils s'allongent, y sont très rares, de même que dans les cultures artificielles.

Les tubes polliniques ne pénétrant dans les micropyles des ovules qu'après la formation de l'appareil sexuel, M. Strasburger suppose que les synergides, d'une façon générale, expulsent un liquide destiné à guider le tube pollinique jusqu'au sac embryonnaire (1). Chacune d'elles peut offrir à son sommet, comme dans l'*Orchis latifolia*, une calotte de substance réfringente.

Dans la Vanille, le sac embryonnaire, dont la membrane est très souvent résorbée dans la partie supérieure occupée par les synergides, est recouvert par les bords allongés du tégument interne. J'ai pu remarquer parfois, non seulement dans le cas actuel, mais aussi dans d'autres plantes, telles que les *Cereus*, dont j'ai eu l'occasion d'étudier la fécondation (2), une gélification partielle des membranes cellulaires du bord intérieur du tégument qui prennent, sous l'action de la teinture de gaïac, une coloration bleue comme celle que donnent beaucoup de matières gommeuses. Le tube pollinique, après avoir pénétré dans le conduit qui s'étend, en s'élargissant vers le bas, des bords supérieurs du tégument externe jusqu'à ceux du tégument interne, s'incurve parfois en tous sens dans cet espace libre au-dessus du tégument interne, avant de s'introduire jusqu'à l'oosphère. Il est possible qu'il soit attiré par un liquide expulsé par les synergides, comme le pense M. Strasburger, ou bien aussi, comme je crois l'avoir constaté, par l'état spécial de la couche superficielle des membranes cellulaires du bord interne du tégument.

(1) Strasburger, *loc. cit.*, p. 63.

(2) L. Guignard, *Sur la fécondation des Cactées* (*Bull. Soc. bot. de France*, 1886).

Les deux petites masses nucléaires provenant de la division du noyau générateur primitif pénètrent avec le tube pollinique dans le micropyle, en s'étirant et parfois en se confondant l'une avec l'autre pour passer dans l'oosphère.

Si l'on n'avait pas constaté que le noyau végétatif, qui précède le noyau générateur ou les deux petits amas nucléaires en lesquels il se divise, disparaît à un stade antérieur, il serait difficile alors, par suite du changement de forme qui résulte de l'étroitesse du tube à son extrémité, de savoir auquel des deux noyaux primitifs du grain de pollen appartient la substance chromatique qui occupe le sommet du tube. D'ailleurs, les phénomènes qui s'accomplissent à ce moment ont été décrits avec assez de soin et de détails par M. Strasburger pour qu'il soit inutile de s'y arrêter plus longtemps ici.

Au contact des faisceaux polliniques, le tissu conducteur offre un contenu riche en sucre réducteur ; l'amidon, dans le cas actuel, ne se trouve qu'au voisinage et du côté externe des faisceaux libéro-ligneux des parois ovariennes. Outre le pouvoir d'attaquer la substance amylacée et d'intervertir la saccharose, comme l'ont montré tout récemment M. Van Tieghem (1) et M. Strasburger (2), les tubes polliniques peuvent aussi, à l'aide des ferments qu'ils contiennent, dissoudre la cellulose, ainsi que le prouvent les soudures avec fusion que j'ai observées plusieurs fois entre eux dans les cultures, où le phénomène est plus facile à voir. D'ailleurs, la pénétration directe des tubes polliniques dans les papilles du stigmate de plusieurs fleurs, après dissolution de la membrane cellulaire, est un fait du même ordre.

Pour terminer ce qui concerne la Vanille, j'ajouterai que presque tous les ovules sont fécondés et que, par conséquent, les phénomènes du développement s'accomplissent dans nos serres comme dans les conditions naturelles.

Après la fécondation, l'œuf se divise transversalement en

(1) Van Tieghem, *Sur l'inversion du sucre de Canne par le pollen* (*Bull. Soc. bot. de France*, 1886).

(2) Strasburger, *Ueber fremdartige Bestaübung* (*Pringsh. Jahrb.*, vol. XVII).

deux, puis en trois cellules superposées, dont les deux inférieures se cloisonnent pour former l'embryon. Pendant plus d'une semaine, les antipodes et le quatrième noyau, qui ne s'est pas fusionné avec son homologue de la tétrade supérieure pour former un noyau secondaire du sac embryonnaire, sont encore bien visibles, contrairement à ce qui paraît exister dans d'autres Orchidées, où M. Strasburger signale la présence d'un noyau secondaire du sac embryonnaire. On sait, en tout cas, qu'il ne se fait d'albumen après la fécondation chez aucune Orchidée.

L'embryon ne remplit la cavité du sac qu'une quinzaine de jours environ après la fécondation. Les graines ainsi formées sont absolument semblables à celles des fruits qui ont mûri dans les contrées d'origine.

Il est à noter aussi que l'ovule adulte non fécondé présente extérieurement le même volume, le même épaississement des cellules épidermiques, en un mot le même aspect extérieur que l'ovule fécondé (fig. 7). Ce dernier ne s'accroît plus en mûrissant, il jaunit seulement pour offrir finalement une teinte brunâtre (fig. 8).

Il en résulte que rien n'indique alors extérieurement si l'on a sous les yeux une graine fertile ou une graine stérile, c'est-à-dire un ovule dépourvu d'embryon.

Le genre *Vanda* m'a fourni des résultats qui diffèrent surtout des précédents par l'intervalle de temps beaucoup plus considérable qui sépare la pollinisation de la fécondation. En outre, il y a, sous ce rapport, d'assez grandes variations d'une espèce à l'autre.

Les fleurs restent longtemps épanouies. Dans les espèces mises en expérience, elles étaient encore parfaitement fraîches au bout d'un mois. L'ovaire s'accroît-il pendant ce temps et jusqu'à quel point? C'est ce que l'observation suivante va montrer.

Chez un *Vanda tricolor pallens*, l'ovaire, au moment où la fleur s'ouvrit, avait une longueur de 4 centimètres; un mois après, il atteignait 5 centimètres et demeura stationnaire.

Mais la cavité ovarienne, examinée vers la fin de la période de floraison, était encore beaucoup plus courte, car elle ne dépassait pas en moyenne une longueur de 15 millimètres (fig. 21).

Elle offre alors à son intérieur, sur la coupe transversale, trois placentas bilobés à leur extrémité, encore fort peu développés et sans traces de mamelons ovulaires (fig. 18-20). Ici, les faisceaux libéro-ligneux des bords carpellaires étant rapprochés en un groupe unique, au lieu de rester assez éloignés comme dans la Vanille, les placentas ne sont plus doubles et chacun d'eux correspond aux deux séries de lobes qui, chez celle-ci, restent distinctes sur toute leur longueur dans chaque paire. Entre les placentas, vis-à-vis la partie dorsale des carpelles, s'élèvent de longs poils qui remplissent l'espace libre laissé par les placentas. Ces poils occupent la même situation que les papilles qu'on a vues se former dans le fruit de la Vanille après la fécondation; ils s'allongent et persistent jusqu'à la maturité du fruit.

La pollinisation est pratiquée le 2 décembre 1885. Dès le second jour, le gynostème se renfle dans sa partie supérieure; la teinte des pièces florales change d'une façon curieuse et tranche complètement sur celle des fleurs non pollinisées, bien que le périanthe ne se fane qu'au bout d'une semaine. Le grossissement progresse du sommet du gynostème vers l'ovaire.

Le 15 avril 1886, l'ovaire a une longueur de 7 centimètres; ses parois sont très épaisses et offrent six côtes longitudinales saillantes; le diamètre de la cavité seule est de 12 millimètres (fig. 23). Les ovules, anatropes, n'ont encore qu'un tégument externe à peine plus long que l'interne. Le nucelle a perdu son épiderme et montre le jeune sac embryonnaire avec son noyau primitif, qui ne se divisera qu'environ un mois plus tard (fig. 24).

Le 15 mai, l'ovaire, un peu plus volumineux, est entièrement rempli par les ovules. Les tubes polliniques forment de chaque côté des placentas six masses aplaties à la surface du

tissu conducteur auquel elles adhèrent. L'ovule atteint son développement complet; son tégument externe, très long, laisse entre ses bords un large canal s'étendant jusqu'au sommet du tégument interne; l'appareil sexuel est bientôt entièrement constitué (fig. 25).

Le 1er juin, la fécondation a eu lieu dans la presque totalité des ovules; quelques-uns même ont un embryon formé de deux ou trois cellules. Vers le 15, on trouve des embryons plus avancés remplissant près de la moitié du sac embryonnaire; enfin dans la dernière semaine de juillet, ils ont atteint leur développement complet. A partir de la fécondation, les dimensions de l'ovaire ne changent plus; la graine ne devient guère plus grosse que l'ovule adulte.

On voit donc que, dans ces expériences, la fécondation n'a lieu que six mois après la pollinisation.

Dans le *Vanda tricolor superba*, la pollinisation, opérée le 2 mars, provoque un accroissement très rapide de l'ovaire, qui atteint, le 30 juin, une longueur de 10 centimètres. Cependant sa grosseur est moindre, pour le même espace de temps, que dans le cas précédent. Les ovules sont également moins avancés dans leur développement, car on les trouve encore dépourvus de tégument externe et commençant à peine à s'incurver sur leurs funicules. Les six cordons de tubes polliniques sont volumineux, arrondis, sauf vers la base, où ils vont en diminuant insensiblement de grosseur et en s'aplatissant contre les placentas; ils occupent plus de la moitié de la cavité ovarienne, qui a un diamètre de 5 millimètres. Comme ceux de la Vanille, les tubes ne contiennent jamais d'amidon, mais par contre les placentas en renferment en abondance.

Le 30 juillet, l'appareil sexuel est formé; les ovules paraissent aptes à être fécondés, et, bien que les matériaux aient manqué pour préciser la date à laquelle la fécondation aurait eu lieu, tout porte à croire que l'espace de temps écoulé à partir de la pollinisation n'aurait guère dépassé cinq mois.

Dans le travail cité (1), M. Treub mentionne également le cas d'un *Vanda tricolor*, chez lequel il trouva, un peu plus de cinq mois après la pollinisation, des embryons déjà assez avancés.

D'autres m'ont offert des résultats analogues, mais il peut y avoir aussi des différences plus sensibles. Ainsi, dans un cas où les fleurs avaient été pollinisées le 28 mars, l'ovaire présentait, le 28 juillet, un certain nombre d'ovules déjà fécondés.

Par contre, j'ai constaté que dans une autre espèce, le *Vanda suavis Rollissonii*, l'ovaire d'une fleur pollinisée le 4 novembre, qui avait atteint le 15 juin suivant une longueur de 10 centimètres, avec un diamètre de 1 centimètre pour la cavité ovarienne, n'offrait encore que des ovules sans téguments (pl. X, fig. 29 et 30). De chaque côté des placentas bilobés à leur extrémité, les faisceaux polliniques étaient relativement énormes, car chacun d'eux avait près de 2 millimètres de diamètre. On peut juger par là du nombre considérable de tubes qui les formaient. L'expérience suivante prouve que leur vitalité était entière, rien n'indiquant d'ailleurs que l'ovaire eût subi un arrêt de développement. Enlevés avec une pince et placés en culture dans une solution de sucre, ces tubes ont pu continuer à se nourrir et à végéter pendant quelque temps, comme dans les conditions naturelles.

N'ayant eu à ma disposition qu'un ovaire de cette plante, je ne puis savoir à quelle date la fécondation aurait eu lieu. A en juger par analogie avec les espèces voisines et par la lenteur du développement, il est à supposer qu'elle se serait fait attendre une dizaine de mois peut-être après la pollinisation.

Il est évidemment difficile d'apprécier, dans la plupart des cas, la part d'action qui revient aux conditions de milieu dans la marche du développement. Bien que la température et l'état hygrométrique soient maintenus à peu près constants pour les diverses espèces d'une même serre, d'autres facteurs,

(1) *Embryogénie de quelques Orchidées*, p. 37.

tels que l'intensité lumineuse, qui varie suivant les saisons, doivent avoir une influence sensible.

Le 28 mars, on féconde quatre fleurs d'un même épi d'*Angræcum superbum*, à peu près trois semaines après leur épanouissement complet. A ce moment les placentas n'offrent pas encore trace d'ovules.

Le sommet du gynostème se renfle d'une façon très marquée dans la première semaine; quinze jours après il a le volume d'une noisette, tandis que l'ovaire, même dans sa partie supérieure, n'atteint guère que 1 centimètre de diamètre. Peu à peu, au fur et à mesure que les tubes polliniques s'allongent et descendent dans la cavité ovarienne, l'ovaire grossit à son tour.

L'influence de la germination du pollen se manifeste ici d'une manière caractéristique : le grossissement suit en quelque sorte le trajet du tube, ou du moins paraît lui être étroitement lié. Dans l'une des fleurs pollinisées, il y eut, après trois semaines, un arrêt de développement; l'ovaire, qui offrait une augmentation sensible de diamètre dans sa partie supérieure, se dessécha lentement, bien que le gynostème eût montré un accroissement presque aussi rapide que dans les autres fleurs. En examinant la cavité ovarienne au sommet, je n'y trouvai qu'un petit nombre de tubes polliniques relativement courts; peut-être l'accroissement des fleurs voisines avait-il contribué en grande partie à arrêter l'évolution dans cette fleur, qui paraissait d'ailleurs avoir été pollinisée d'une façon insuffisante.

Quant aux ovaires qui poursuivirent leur développement, l'un deux, examiné le 15 juin, avait considérablement grossi (fig. 32). De forme ovoïde-allongée, il mesure 6 centimètres de long sur 2 centimètres 1/2 de diamètre vers le milieu; la cavité ovarienne, large de 12 millimètres, est presque entièrement remplie par les ovules développés en nombre considérable sur les nombreuses ramifications des placentas bilobés; entre les ovules s'étendent de longs poils nés sur la paroi interne vis-à-vis de la partie dorsale des carpelles. Ces ovules présen-

taient divers stades : tous pourvus de leurs deux téguments entièrement développés, les uns avaient leur cellule-mère du sac embryonnaire encore indivise (fig. 33), les autres la montraient divisée en trois cellules-filles; d'autres enfin contenaient un sac embryonnaire avec ses deux tétrades de noyaux, mais où la différenciation de l'appareil sexuel n'avait pas encore eu lieu.

Un mois après, les tubes polliniques commençaient à s'introduire dans les ovules devenus presque tous adultes. La fécondation se fit donc, dans la majorité des ovules, environ quatre mois après la pollinisation.

J'ai observé le *Phajus grandifolius* pour le comparer avec le *Ph. Wallichii*, chez lequel M. Treub a trouvé tous les embryons déjà assez avancés dans leur développement cinq mois et demi après la pollinisation, ce qui ne permettait guère de savoir exactement à quelle époque la fécondation avait eu lieu.

Deux épis d'un pied très vigoureux et portant de nombreuses fleurs ont été pollinisés le 15 décembre. Le 15 février, les tubes polliniques avaient déjà pénétré dans beaucoup d'ovules, par conséquent deux mois seulement après la pollinisation. Un mois après la fécondation, le sac embryonnaire était entièrement rempli par l'embryon, pourvu d'un suspenseur unicellulaire allongé qui s'avançait entre les bords du tégument externe comme dans le *Ph. Wallichii*. La maturité de la graine est donc plus rapide dans le *Ph. grandifolius* que dans cette dernière espèce. J'ajouterai que les ovaires n'ont qu'un seul placenta couvert d'ovules et présentent à l'extérieur une forme spéciale, en rapport avec l'absence des deux autres placentas et la structure interne (fig. 34).

Dans les *Cypripedium*, les fleurs de la plupart des espèces ont une longue durée, car, si la pollinisation n'a pas eu lieu, elles se conservent souvent pendant plus de deux mois, et après la chute du périanthe l'ovaire peut même rester plusieurs semaines sur le pédoncule floral sans tomber.

Dans la plupart des cas (*C. barbatum*, *C. insigne*, etc.), les

fleurs non pollinisées n'offrent que des ovules encore dépourvus de tégument, quoique déjà légèrement courbés sur leurs funicules. J'ai vu pourtant l'ovaire du *C. villosum* présenter, trois semaines après la chute du périanthe, des ovules dont le nucelle était entièrement recouvert par le tégument, comme si la germination du pollen avait eu lieu; mais il n'y avait aucun tube pollinique ni dans le gynostème, ni dans l'ovaire.

Il arrive de temps en temps que les fleurs sont pollinisées dans les serres, par quelque insecte sans doute, car ici la nature et la position des deux masses polliniques se prêtent fort peu à une pollinisation accidentelle.

Situées de chaque côté du gynostème, à quelque distance en arrière du stigmate, les deux étamines produisent des grains de pollen distincts, mais qui restent englobés à la maturité dans une matière grasse (1), jaune et de consistance assez ferme, qui se dissout à peine dans l'alcool absolu, mais presque entièrement dans l'éther ou le chloroforme. Il est à remarquer qu'après la formation complète des grains de pollen, quelque temps avant la destruction des parois de l'anthère, toutes les cellules de celle-ci renferment une proportion considérable d'amidon, qui disparaît au fur et à mesure que la matière grasse se produit. Cette dernière est évidemment destinée à permettre l'adhérence du pollen au stigmate dont la forme, comme on sait, est celle d'un large disque semblable à un bouclier et recouvert d'un tissu conducteur assez épais, formé de cellules allongées, disposées en palissade, qui se dirigent obliquement et en rayonnant vers le centre du disque, où ce tissu se continue dans le gynostème (fig. 49). Tantôt les cellules de l'assise superficielle ont la forme de papilles coniques, à membranes épaissies et gonflées, comme dans les *C. Sedeni*, *Rœzli*, etc.; tantôt les papilles font entièrement défaut, comme dans les *C. barbatum*, *punctatum*, etc. La sécrétion d'un liquide mucilagineux n'a pas lieu comme dans la Vanille, les *Vanda*, etc., et il est nécessaire que la

(1) Au sujet des *Cypripedium*, Darwin dit que les grains isolés sont plongés « dans un fluide glutineux » (*Fécondation des Orchidées*, trad. franç., p. 307).

fixation du pollen soit obtenue par un autre moyen. Il est curieux de voir que la matière grasse, qui ne permet pas la germination dans les expériences de culture artificielle, parce qu'elle empêche l'action de l'eau sur les grains, n'y fasse nullement obstacle sur le stigmate, dont la couche superficielle exerce évidemment sur elle une action chimique spéciale. La germination commence à s'y faire vingt-quatre heures après la pollinisation. Remarquons aussi que cette matière grasse a un autre but à remplir, celui de retenir agglomérés tous les grains de pollen des loges des anthères, dont les parois se détruisent dès le début de la floraison.

La pollinisation ne détermine pas aussi promptement que dans la plupart des cas la chute du périanthe, qui de plus peut conserver sa fraîcheur pendant plusieurs semaines, si elle a été pratiquée dans la première quinzaine de l'épanouissement de la fleur. Dans les *C. barbatum*, *punctatum*, etc., l'ovaire d'une fleur âgée a ses placentas garnis d'ovules, dont le nucelle est encore entièrement nu.

Le 1er avril, on pollinise plusieurs fleurs de *C. barbatum*. Durant la première semaine, il n'y a pas d'accroissement sensible; mais vers le 10, le grossissement de l'ovaire devient évident, les ovules se recourbent sur leurs funicules et commencent à former leur tégument (fig. 52-54).

Je ferai remarquer à ce propos que chez les *Cypripedium* que j'ai examinés, contrairement à ce qu'on observe chez les autres Orchidées, l'ovule est toujours unitégumenté.

M. Treub avait déjà fait observer que, dans les *C. barbatum* et *C. venustum*, « les ovules, à l'époque de la fécondation, ont l'air de n'avoir qu'un seul tégument »; mais il était d'autant plus porté à croire que l'autre avait disparu dans le cours du développement, qu'on le retrouve jusqu'à la maturité de la graine dans le *C. spectabile* (1). L'étude du développement m'a montré que dans la plupart des espèces, les ovules sont réellement unitégumentés.

(1) *Loc. cit.*, p. 29.

Le 21 avril, le nucelle est totalement recouvert ; la cellule-mère du sac embryonnaire est sur le point d'en détruire l'épiderme. Le 25 mai, l'appareil sexuel est formé, mais la fécondation ne commence qu'en juin. J'ai trouvé, avant la fin du mois, des embryons déjà formés de deux ou trois cellules. Dans le courant de juillet, l'embryon remplit le sac embryonnaire et devient globuleux ; la graine mûre est un peu plus renflée que l'ovule, dans sa partie médiane occupée par l'embryon. On trouve d'ailleurs, même lorsque le fruit s'ouvre, des embryons à différents états de développement. Le nombre des graines formées est assez variable ; souvent la poussière fine qui remplit les capsules au moment de leur déhiscence se compose en majeure partie d'ovules non fécondés, alors même qu'une quantité suffisante de pollen paraît avoir été déposée sur le stigmate.

Le développement est moins rapide dans d'autres cas. Ainsi un *C. Veitchianum* pollinisé en même temps que le *C. punctatum*, le 4 juillet, présentait, le 24 août, des ovules dont le tégument n'avait pas encore atteint sa longueur définitive et dont le sac embryonnaire commençait à peine son évolution, tandis qu'à la même date, les ovules de la seconde espèce étaient déjà pourvus, pour la plupart, de leur appareil sexuel.

Il y a donc, d'une espèce à l'autre et jusqu'à un certain point dans la même espèce suivant les conditions de milieu, des différences sensibles dans le temps nécessaire à la fécondation ; mais je crois pouvoir dire que, dans la majorité des cas, ce temps est compris entre trois et quatre mois. M. Treub a pourtant observé un *C. venustum* chez lequel les embryons ne se segmentaient que plus de cinq mois après la pollinisation, ce qui porterait à croire que, dans cette espèce, la fécondation est plus tardive.

Il était à prévoir qu'il n'en serait pas de même chez le *C. Calceolus*, dont l'habitat exige un développement plus rapide de la fleur et du fruit.

Hildebrand avait déjà vu les ovules subir la fécondation

cinq semaines après la pollinisation. Dans la fleur épanouie, le nucelle est nu; quinze jours après la pollinisation, il est recouvert; un mois après, l'appareil sexuel est formé.

Il résulte aussi des données fournies par cet auteur que l'espace de temps nécessaire à la fécondation doit être approximativement de deux mois pour l'*Eria stellata*, de quatre mois pour le *Dendrobium nobile*, et d'une durée plus longue, mais indéterminée, pour le *Cymbidium sinense*.

Le *Goodiera discolor*, dont M. Treub a étudié l'embryogénie, est une des Orchidées de serre qui présente le développement le plus rapide, car il suffirait, d'après cet observateur, d'un mois pour mûrir les graines. Le *Sobralia macrantha* offre des embryons à tous les stades, environ quatre mois après la pollinisation. L'*Epidendron ciliare* développe, au contraire, plus lentement ses ovules, dont le tégument externe n'atteint pas encore l'interne trois mois après la pollinisation, et où la fécondation n'a lieu que vers la fin du cinquième mois.

Il serait superflu d'insister plus longuement sur les autres cas que j'ai observés. Les *Cattleya* ressemblent assez aux *Vanda* sous le rapport de la lenteur du développement des ovules et de la fécondation, ainsi que des différences qui existent entre les espèces. Il en est de même chez les *Stanhopea*, *Cœlogyne*, *Saccolabium*, *Aerides*, etc. Dans le *Saccolabium giganteum*, il n'y a pas encore de mamelons ovulaires un mois après la pollinisation (voy. l'explication des figures 41-48).

Je signalerai seulement un fait assez curieux observé chez le *Stanhopea inodora*. Dès le lendemain de la pollinisation, le gynostème, auparavant de couleur jaune pâle et d'une longueur de 5 centimètres, commence par offrir une teinte verdâtre et par s'élargir dans sa partie supérieure, sans toutefois grossir ni s'allonger beaucoup dans la suite; il conservera cet aspect pendant plus de trois mois. Sept semaines après, un des ovaires, déjà très renflé dans la partie médiane, montrait ses ovules encore dépourvus de téguments; les six faisceaux

polliniques, qui avaient chacun plus de 1 millimètre de diamètre, non seulement étaient arrivés jusqu'à la base des placentas, mais descendaient à plus de deux centimètres au-dessous et se réunissaient en un cordon unique pénétrant jusque dans le pédicelle floral. Il était difficile d'admettre que, dans ces conditions, les tubes polliniques eussent pu remonter plus tard jusqu'aux ovules. Dans plusieurs d'entre eux, on pouvait encore apercevoir le noyau végétatif tout à fait à l'extrémité, en avant de la substance chromatique du noyau générateur.

On conçoit que les horticulteurs n'aient pu faire sur tous ces phénomènes des observations précises. Seules les différences dans le temps nécessaire à la maturité du fruit ont attiré l'attention de ceux qui se sont occupés surtout de l'hybridation des Orchidées; encore ne possède-t-on, sur ce point, que les chiffres suivants fournis récemment par M. Harry Veitch (1). D'après ses remarques, il faudrait, pour les *Masdevallia*, les *Calanthe*, trois à quatre mois; pour le *Phalænopsis Schilleriana*, six mois; pour le *Lælia purpurata*, neuf mois; pour le *Cypripedium insigne*, dix mois, et le *C. Spicerianum*, onze mois; pour les *Odontoglossum maculatum*, *Dendrobium aureum*, *Anguloa Clowesi*, *Chysis bractescens*, *Maxillaria Harrissoniana*, douze mois. Il suppose que les *Cattleya* du groupe *labiata*, qui demandent dans nos serres onze à douze mois pour mûrir leurs capsules, n'ont besoin que de quelques mois de la période de sécheresse dans les Cordillères des Andes, leur pays d'origine, où ils reçoivent une quantité de lumière beaucoup plus grande que dans nos cultures.

Bien que l'absence partielle des conditions normales de végétation ait sur la marche du développement de l'ovaire et de son contenu, à la suite de la pollinisation, une influence analogue à celle qu'elle exerce sur les autres organes végétatifs, il ne faudrait pas lui attribuer une importance exagérée.

(1) *Journal of horticulture*, 1885.

On peut remarquer d'abord que les variations signalées dans les divers cas cités plus haut ne sauraient trouver en elle leur cause unique. Voici, en outre, un fait qui montre bien que, dans les contrées d'origine, la fécondation ne doit pas être aussi rapide qu'on pourrait le supposer au premier abord.

De nombreux pieds de *Cattleya citrina*, venus en caisse du Mexique au mois de juillet de l'an dernier, portaient des fleurs épanouies et des ovaires ayant atteint des dimensions variables à la suite de la pollinisation. Tandis que les ovaires des fleurs épanouies n'avaient que 3 ou 4 centimètres de long sur un peu plus d'un demi-centimètre de diamètre, parmi les seconds plusieurs mesuraient 6 à 7 centimètres de long sur près de 2 centimètres dans la partie médiane; d'autres étaient plus volumineux et présentaient le volume d'un petit œuf de poule. Or, en les examinant à leur arrivée, je constatai que dans ceux qui avaient une longueur de 6 à 7 centimètres, les ovules étaient encore réduits à des mamelons offrant seulement le rudiment du tégument interne; dans d'autres, les téguments étaient formés, mais incomplètement, et la cellule-mère du sac embryonnaire n'avait pas encore grandi. Les six faisceaux de tubes polliniques étaient très volumineux et occupaient à eux seuls plus des trois quarts de la cavité ovarienne (fig. 40). On peut supposer que, pour amener l'ovaire à cet état, il avait fallu un espace de temps probablement supérieur à un mois.

Enfin, je mentionnerai encore une observation faite par Fritz Müller (1) au Brésil. Un *Epidendron*, dont le nom spécifique n'est pas indiqué, ne présentait des ovules susceptibles d'être fécondés que six mois après la floraison.

COMPARAISON AVEC LES ORCHIDÉES INDIGÈNES.

Il est bon maintenant de jeter un coup d'œil rapide et comparatif sur nos Orchidées indigènes. On y retrouve aussi

(1) *Lettre à Hildebrand* (*Bot. Zeit.*, 1868).

d'une espèce à l'autre des variations assez sensibles, mais comprises dans des limites beaucoup plus étroites.

Hildebrand s'en est occupé, en expérimentant dans la plupart des cas sur des fleurs coupées et mises dans une chambre dont la température moyenne était plus élevée qu'en plein air. Il est d'ailleurs à peine besoin de faire remarquer que, même dans la station normale, la plante peut offrir, suivant les conditions, des résultats variables, n'ayant qu'une exactitude relative, mais bien suffisante pour les conclusions qu'il s'agit d'en tirer. La température ayant été relativement basse cette année, pendant la période de floraison, la marche du développement a dû s'en ressentir dans mes expériences, qui ont porté sur des espèces non étudiées, pour la plupart, par Hildebrand. Elles confirment les résultats généraux obtenus par lui.

Dans l'*Orchis Morio*, la fleur épanouie depuis quelques jours offre des ovules déjà pourvus d'un tégument interne presque aussi long que le nucelle et d'un tégument externe plus court ou à peine visible.

Le cinquième jour après la pollinisation, le nucelle est recouvert par le tégument interne; l'externe atteint la longueur du nucelle; les tubes polliniques parviennent jusqu'au milieu de la cavité ovarienne; dix jours après, ils en atteignent le fond, pendant que les ovules forment leur sac embryonnaire. Le quinzième jour après, la fécondation avait commencé.

Avant la pollinisation, l'*O. latifolia* ne montre pas encore de tégument ovulaire interne, mais celui-ci apparaît même avant l'arrivée des tubes polliniques au sommet de la cavité ovarienne, le lendemain de la pollinisation. Le vingtième jour après, presque tous les ovules sont fécondés; la fécondation demande donc un peu moins de trois semaines.

L'*O. simia*, examiné l'an dernier, avait des placentas recouverts d'ovules, avec leur tégument interne encore incomplet. Le nucelle, huit jours après la pollinisation, était recouvert par les deux téguments. La fécondation avait eu lieu, le treizième jour, dans un certain nombre d'ovules.

Dans l'*O. ustulata*, l'*O. pyramidalis*, l'état des ovules est le même au moment de la floraison; malgré cela, la fécondation est plus prompte que chez les espèces précédentes, car elle a lieu du huitième au dixième jour.

Le *Gymnadenia conopsea*, en pleine floraison, a des ovules pourvus d'un tégument interne égalant le nucelle et d'un tégument externe en forme de cupule à la base. Ils sont adultes vers le dixième jour après la pollinisation; la fécondation a lieu dès le quinzième jour.

L'*Ophrys arachnites* n'offre qu'un tégument interne encore très court au moment de la floraison; la fécondation a lieu plus tardivement, en général après trois semaines.

Dans l'*Epipactis rubra*, les fleurs ne se fanent que très lentement après la germination du pollen, contrairement à ce qu'on remarque dans la plupart des cas. Avant la pollinisation, les mamelons ovulaires n'offrent, en général, pas trace de tégument interne; celui-ci ne recouvre le nucelle que huit jours après. La fécondation ne m'a pas paru se faire avant trois semaines, alors que l'ovaire a presque atteint son volume définitif.

Les phénomènes sont plus rapides dans le *Listera ovata*, que j'ai eu l'occasion d'examiner dans ces dernières années. Dans la fleur épanouie depuis quelques jours, le nucelle ovulaire est recouvert par le tégument interne, tandis que l'externe est à peine plus court que lui. On trouve déjà des embryons rudimentaires après une dizaine de jours en moyenne. D'après Hildebrand, il en serait à peu près de même dans le *Neottia nidus-avis*.

Le *Limodorum abortivum* est, de toutes les Orchidées indigènes que j'ai examinées, celle qui a les ovaires les plus gros au moment où la fleur s'épanouit. On sait que les ovules y sont très nombreux et l'anthère très volumineuse. Le pollen, entièrement pulvérulent, peut tomber facilement sur le stigmate, sans une intervention étrangère. Avant la pollinisation, les ovules sont un peu moins avancés dans leur évolution que ceux du *Listera*; le tégument interne y existe encore seul,

mais il égale presque le nucelle. Quand les tubes polliniques arrivent à la base du gynostème, assez long dans cette espèce, le tégument externe apparaît, tandis que l'interne recouvre le nucelle. Dans des observations faites sur des pieds transplantés avant la floraison, la fécondation n'a eu lieu que vers le vingt-cinquième jour après la pollinisation.

Je suis arrivé au même résultat dans plusieurs observations sur le *Loroglossum hircinum*, chez lequel pourtant la fécondation peut être moins tardive.

On voit par là que le temps nécessaire pour qu'elle ait lieu n'est pas forcément en rapport avec l'état des ovules au moment de la pollinisation.

De son côté, Hildebrand a constaté que la fécondation exige chez l'*Orchis latifolia*, l'*Ophrys Myodes*, trois semaines; chez l'*O. mascula*, l'*O. militaris*, quatre semaines; chez le *Cephalanthera grandiflora*, cinq à six semaines.

Cet observateur a fait aussi des expériences de croisement (1) qui mettent bien en évidence ce fait intéressant, que, chez les Orchidées indigènes, le pollen d'une autre espèce et même d'un autre genre peut germer sur le stigmate d'une fleur donnée, introduire ses tubes dans l'ovaire et jusqu'aux ovules, qui s'accroissent souvent comme dans le cas de la pollinisation par la même espèce, parfois même arrivent à leur développement complet et subissent la fécondation. Ainsi l'*O. militaris*, pollinisé par l'*O. mascula*, donne, après vingt jours, un certain nombre d'embryons. Par contre, dans l'*O. Morio* pollinisé aussi par l'*O. mascula*, les ovules forment bien leur sac embryonnaire, mais la fécondation n'a pas lieu.

En pollinisant le *Platanthera bifolia* par le *Pl. chlorantha*, on observe une fécondation partielle après trois semaines.

Mais le croisement de deux espèces peut avoir des résultats opposés, suivant que l'une ou l'autre joue le rôle de mâle. Ainsi l'*O. mascula*, pollinisé par l'*O. Morio*, ne développe pas ses ovules au delà de la formation du tégument interne; ces

(1) *Bastardirungsversuche an Orchideen* (*Bot. Zeit.*, 1865).

organes meurent vers le quinzième jour, tandis que l'expérience inverse permettait, comme on vient de le voir, la formation du sac embryonnaire.

Les *Cypripedium* donnent facilement de nombreux hybrides. Le développement de l'ovaire et des ovules ne semble pas différer de ce qu'il est dans le cas de la pollinisation normale. J'ai constaté, par exemple, que dans le *C. barbatum*, où les ovules, en l'absence de pollinisation, restent toujours à l'état de mamelons assez courts, les phénomènes se succèdent comme à la suite de la germination de son propre pollen, lorsque le croisement a été opéré par le pollen du *C. Lawrenceanum*.

On pourrait multiplier les exemples, si M. Strasburger n'avait publié récemment dans le travail cité (1) des résultats analogues.

Il résulte des expériences de croisement que l'affinité spécifique n'a pas toujours l'influence qu'on serait tenté de lui attribuer au premier abord. La pollinisation de l'*O. mascula* par le *Cypripedium parviflorum* détermine chez le premier la formation de l'appareil sexuel. Il en est de même dans l'*O. Morio*, pollinisé par le *C. barbatum*, et dans plusieurs autres cas signalés par les deux observateurs cités. J'ai vu le pollen du *Listera ovata* germer sur plusieurs espèces d'*Orchis* et sur l'*Ophrys arachnites*, celui du *Limodorum* sur cette dernière espèce, ainsi que sur des *Orchis* et sur le *Listera*. Les ovules atteignaient un développement variable, mais n'étaient pas fécondés.

CONCLUSIONS.

Les expériences qui précèdent permettent de faire ressortir un certain nombre de faits intéressants, au double point de vue morphologique et physiologique.

On sait que, chez les Orchidées, le stigmate et le gynostème présentent, comme les organes mâles, des formes très

(1) *Loc. cit.*, p. 60.

curieuses, destinées à assurer la fixation et la germination du pollen. Un tissu conducteur épais, présentant sur la coupe transversale une disposition variable suivant l'espèce et la hauteur à laquelle on examine le gynostème, tapisse la surface du stigmate et se continue sur les parois de la poche ou canal stylaire plus ou moins profond, qu'il ferme à une distance variable de l'ovaire. Bien qu'on distingue encore la ligne de contact des surfaces, libres plus haut là où le canal existe, mais accolées là où il finit, on ne peut pas dire, comme on le fait trop souvent, que l'ovaire des Orchidées est généralement béant.

Chargé de nourrir et de diriger dans l'ovaire de nombreux tubes polliniques, ce tissu se continue de chaque côté des placentas par des cellules épidermiques simples ou dédoublées et modifiées.

La durée de la germination du pollen dépend de la nature et de la grosseur des pollinies; elle peut se prolonger pendant plus d'une semaine pour les pollinies céracées. Une action réciproque doit s'exercer, comme on l'a déjà vu, entre le pollen et le stigmate.

A l'entrée de la cavité ovarienne, les tubes se disposent en six faisceaux ou cordons longitudinaux qui descendent dans l'angle formé par chaque placenta et par la paroi ovarienne. Tant que les placentas sont encore incomplètement développés et les ovules rudimentaires, ces faisceaux sont à nu sur la partie de leur surface opposée à celle qui est en contact avec le placenta et la paroi ovarienne, pourvue, à cet endroit, des cellules modifiées qui jouent le rôle de tissu conducteur. Plus tard, à la suite de la pollinisation, la cavité étant remplie plus ou moins complètement par les ovules, les faisceaux polliniques sont recouverts par eux. Dans l'intervalle qui sépare deux paires de placentas, ou deux placentas bilobés s'ils ne sont pas doubles dès leur insertion sur la paroi, il y a toujours, vis-à-vis du milieu de chaque carpelle, un espace libre, non occupé par les faisceaux polliniques, mais souvent pourvu de poils.

Variable suivant les espèces, le nombre des tubes polliniques et par suite des grains de pollen est en rapport avec celui des ovules. Il est bien moins élevé, par exemple, dans les *Vanilla* que dans les *Vanda* (1).

Dans chaque cordon, les tubes ont une longueur variable (fig. 28, 58); s'ils s'allongeaient tous jusqu'à la base de la cavité, ils devraient nécessairement remonter pour féconder les ovules situés plus haut, ce qui n'a pas lieu. Ils se détachent à toutes les hauteurs en rampant sur les lobes placentaires et vers les funicules, aux approches de la fécondation.

La germination se prolongeant pendant un certain temps, les tubes formés les premiers doivent aussi être les plus longs. Au fur et à mesure qu'ils descendent parallèlement, de chaque côté des placentas, de nouveaux pénètrent entre les premiers formés; de sorte que sur une coupe longitudinale on en trouve toujours de toutes les longueurs. Chaque cordon peut avoir parfois, comme on l'a vu, plus de 2 millimètres de diamètre sur la coupe transversale, et être formé par des milliers de tubes (2). Dans leur course, ceux-ci s'accolent et se soudent les uns aux autres sur la plus grande partie de leur trajet. Les coupes longitudinales menées dans l'épaisseur d'un cordon, montrent que leur marche n'est pas partout rectiligne; ils se tordent souvent en divers sens et se pelotonnent de distance en distance (fig. 28, 57), sans toutefois s'enchevêtrer étroitement. Leur aspect et leur disposition ne sont pas sans rappeler certains tissus de pseudo-parenchyme de Champignons (fig. 31, 58).

Sur toute la longueur d'un faisceau et dans son épaisseur,

(1) Quand on compare la grosseur des pollinies à celle des faisceaux polliniques dans l'ovaire, on est étonné du diamètre relativement considérable de ces derniers..

(2) Le nombre des tubes paraît être beaucoup plus élevé que celui des ovules. Bien que les Orchidées soient, de toutes les Phanérogames, celles qui possèdent la plus petite quantité de pollen, en comparaison du nombre des ovules, Darwin a calculé qu'une fleur d'*Orchis mascula*, qui produit un peu plus de 6000 graines, possède environ 120 000 grains de pollen, soit 20 grains pour un ovule, en supposant que tous les ovules soient fécondés et donnent des graines.

on voit des sommets de tubes avec leur protoplasme et leur noyau, le plus souvent sans adhérence intime avec les tubes voisins entre lesquels ils se sont insinués (fig. 28). A la surface, les extrémités des tubes s'écartent plus ou moins pour se porter en liberté un peu dans tous les sens, tant que le moment de la fécondation n'est pas arrivé, mais surtout à la surface des lobes placentaires.

Ordinairement, la cavité du tube se ferme, en arrière du contenu qui en occupe le sommet, par des bouchons souvent fort épais de substance réfringente qui ne paraît pas différer sensiblement, au point de vue de sa nature, de la membrane même du tube (1). Très nombreux dans les tubes des Orchidées indigènes, ces diaphragmes sont beaucoup plus espacés, ou même très rares dans ceux des Orchidées exotiques, peut-être à cause de l'allongement beaucoup plus considérable du tube dans la presque totalité des espèces, qui exige une dépense de substance bien plus grande pour l'élaboration de la membrane. A l'intérieur et dans la partie terminale, le noyau végétatif paraît persister aussi longtemps que dure la croissance du tube; le noyau générateur, qui, généralement, le suit et se divise en deux, reste toujours très colorable par les réactifs de la nucléine.

Dès que la germination commence, l'ovaire et son contenu grossissent. C'est surtout chez les espèces indigènes, où le développement est rapide et où les ovules sont déjà plus ou moins avancés dans leur évolution, au moment de la floraison, que le phénomène se manifeste avec le plus d'évidence. Ainsi dans les *Listera*, *Neottia*, etc., la germination du pollen a pour conséquence immédiate, non seulement l'accroissement des parois ovariennes, mais aussi celui des ovules; un jour suffit pour que le tégument externe atteigne la même longueur que le nucelle. De même, dans le *Limodorum*, les tubes polliniques ne sont pas encore sortis du gynostème pour entrer dans la cavité ovarienne, que déjà le tégument interne, incomplètement

(1) Contrairement à ce qu'admet M. Degagny (*Compt. rend. de l'Acad. des sc.*, 1885).

formé avant la pollinisation, recouvre le nucelle. Aussi, bien que l'action locale des tubes polliniques se manifeste parfois d'une façon particulière sur le gynostème, comme dans les *Vanda*, où le grossissement est tout d'abord prédominant au sommet, ne peut-on pas dire, comme on l'a fait récemment (1), que l'accroissement de l'ovule est lié à une influence de contact exercé sur lui par le tube pollinique.

A la suite d'une communication préliminaire (2), dans laquelle je n'ai pu donner de mes observations qu'un aperçu très incomplet et limité aux Orchidées exotiques, me réservant de leur comparer plus tard les résultats obtenus par Hildebrand et par moi chez les Orchidées indigènes dont je n'avais pas cru devoir parler, M. Maury a publié sur ces dernières une note où il ne fait pas mention des expériences antérieures et où il reconnaît d'ailleurs que les siennes sont encore incomplètes. C'est sans doute ce qui explique qu'il ait pu dire : « Lorsque le tube pollinique atteint le nucelle, celui-ci est fortement saillant en dehors du tégument encore peu développé, » et ensuite : « Mais, dès que ce *contact est opéré*, l'ovule se développe assez rapidement et acquiert ses dimensions définitives. » Cette assertion est certainement inexacte; non seulement les tubes polliniques ne viennent pas toucher le nucelle encore à découvert, mais encore ils n'arrivent au sommet des ovules pour pénétrer dans le micropyle qu'après que ces derniers sont parvenus à l'état adulte.

Mais, si le grossissement de l'ovaire et des ovules n'a pas pour cause nécessaire le contact immédiat des tubes polliniques, j'ai observé un cas où l'action exercée par eux sur la paroi ovarienne s'était manifestée localement d'une façon curieuse. Un ovaire de Vanille où les tubes polliniques n'avaient formé par exception, et sans doute par suite d'une conformation anormale, que deux faisceaux collatéraux, offrait un

(1) Maury, *Observations sur la pollinisation des Orchidées* (*Compt. rend. de l'Acad. des sc.*, 2 août 1886).

(2) L. Guignard, *Sur les effets de la pollinisation chez les Orchidées* (*Compt. rend. de l'Acad. des sc.*, 19 juillet 1886).

épaississement plus marqué de leur côté; il en était résulté une forte courbure de l'ovaire. Du côté opposé, la paroi et les placentas, avec leurs ovules, étaient en voie d'atrophie.

Tout indique que le développement des ovules est subordonné à celui de l'ovaire. Chez les Orchidées exotiques, l'épaississement de cet organe et son allongement sont souvent très prononcés avant l'apparition des ovules (1).

Quand on recherche de plus près les causes de cet accroissement et qu'on envisage le côté physiologique de la question, on est conduit à admettre que, si la formation des tubes polliniques est nécessaire à l'accroissement de l'ovaire et de son contenu, ils n'exercent pas pour cela sur ces derniers une action spécifique. Empruntant aux tissus voisins les substances dont ils ont besoin pour s'accroître, les tubes polliniques déterminent un afflux de matières nutritives. Toute autre cause capable d'agir de même devra produire le même résultat. N'a-t-on pas des exemples de faits analogues dans divers cas de parasitisme, où tantôt les cellules s'hypertrophient, comme celles qui sont occupées par les *Synchytrium*, tantôt se multiplient abondamment, comme dans les racines envahies par les *Plasmodiophora*, ou bien encore dans la formation des galles développées sous l'influence d'un organisme étranger, végétal ou animal? Si, morphologiquement les phénomènes diffèrent, physiologiquement ils deviennent comparables.

A l'appui de cette manière de voir je citerai une observation intéressante que le hasard a fournie à M. Treub (2) et dont ce savant a bien compris la signification réelle.

Ayant rencontré des ovaires de *Liparis latifolia* (3), qui

(1) Gærtner, dans son *Mémoire sur les organes reproducteurs des Phanérogames*, consacre un chapitre spécial à l'épaississement de l'ovaire sans pollinisation préalable, d'où résulte un pseudo-fruit. Parmi les plantes observées, il cite les Orchidées, mais sans ajouter aucun détail (*Versuche u. Beob. über die Befrucht. organe der Vollk. Gewächse*, 1844).

(2) Treub, *Notes sur l'embryon, etc.* (*Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg*, III, 1883).

(3) Orchidée habitant les forêts montagneuses de Java.

présentaient un épaississement plus ou moins considérable, même dans les fleurs non épanouies, et où la pollinisation directe ou indirecte n'avait pu se faire, il trouva à l'intérieur de petites larves qui y avaient pénétré de très bonne heure. Ces larves ne paraissaient exercer aucune influence nuisible sur les cellules et semblaient avoir la faculté de se mouvoir librement dans la cavité ovarienne, bien qu'on les trouvât au contact de la paroi ou des placentas. Elles se nourrissaient évidemment des sucs de l'organe envahi ; à peine voyait-on une légère altération de quelques cellules avec lesquelles elles étaient en contact. Comparés à ceux des fleurs normales avant la pollinisation, ces ovaires habités par les larves offraient des placentas plus grands et plus digités, sur lesquels s'étaient développés finalement des ovules revêtus de leurs deux téguments formés comme sous l'influence de la pollinisation. Les dimensions des ovules ne différaient pas de ceux des graines mûres provenant d'ovaires pollinisés et non envahis par des larves.

Il était donc évident que les parasites avaient déterminé les mêmes effets que les tubes polliniques : l'accroissement des ovaires et des placentas et le développement des ovules.

Ces faits mettent bien en lumière le véritable mode d'action des tubes polliniques sur l'ovaire.

Il n'y a pas jusqu'au mode de végétation qui ne présente une grande analogie avec celui du thalle de divers Champignons parasites dans leur plante nourricière. Même au point de vue morphologique, le tube pollinique se comporte parfois de la même façon que ces parasites, quand il pénètre dans l'intérieur du stigmate.

M. Strasburger (1) a montré que chez beaucoup de Malvacées, par exemple, il s'introduit dans les papilles stigmatiques et s'avance jusqu'à leur base pour continuer ensuite à s'allonger entre les cellules du style. Dans l'*Anoda hastata*, dont le stigmate est lisse, il perce les parois supérieure et infé-

(1) *Ueber fremdartige Bestaübung*, p. 73.

rieure de l'assise épidermique pour continuer sa marche comme dans le cas précédent.

Or, il est évident que le tube germinatif, issu d'une spore d'Urédinée ou de Péronosporée, en pénétrant dans la plante nourricière, n'agit pas d'une façon mécanique; il doit sécréter, au point de contact, un ferment qui dissout la membrane cellulosique et parfois même cutinisée. Chacun sait que des ferments analogues existent aussi, non seulement chez les parasites Phanérogames, tels que le Gui, la Cuscute, etc., mais aussi dans des organes particuliers, chez les *Drosera*, *Dionæa*, etc. Leur genre d'action varie suivant leur nature, témoin les effets chimiques produits par les Bactéries, les Mucors, etc.

D'ailleurs l'expérience directe a montré à M. Van Tieghem (1) que le grain de pollen mûr possède de l'invertine agissant sur la saccharose et préexistant à la germination, alors même que le grain de pollen ne renferme pas ce sucre et qu'elle paraît devoir lui être inutile. De même dans les cultures artificielles, les grains d'amidon peuvent être attaqués et dissous par le pollen, sans que la germination soit nécessaire pour produire la diastase (2). Les soudures avec fusion des contenus, que j'ai observées parfois entre deux tubes polliniques, prouvent également l'existence d'un ferment capable d'agir sur la cellulose.

Le grain de pollen et, par suite, le tube pollinique possèdent donc, comme les plantes citées plus haut, ce qui leur est nécessaire pour pouvoir végéter aux dépens du milieu nourricier qui leur convient.

Le thalle du Champignon et le tube pollinique se comportent de même sous d'autres rapports. Le tube pollinique s'allonge entre les cellules du tissu conducteur comme un thalle à parasitisme interstitiel, qui ne possède pas nécessairement des suçoirs pénétrant dans les cellules de la plante nourricière.

(1) *Loc. cit.*, p. 216.
(2) Strasburger, *loc. cit.*, p. 94.

Dans l'ovaire, il est vrai, et déjà dans le gynostème, quand leur nombre est considérable, comme c'est le cas général chez les Orchidées exotiques, les tubes polliniques étant accolés et soudés en cordons épais, ne peuvent pas, si ce n'est sur une partie de la surface de ces derniers, être en contact avec le tissu nourricier. Mais, sans aller jusqu'à les comparer à des rhizomorphes, il est évident que leur nutrition peut s'accomplir comme s'ils étaient tous en contact avec les parois ovariennes ou les placentas; leur manière d'être rappellerait plutôt un parasitisme superficiel, s'ils n'étaient renfermés dans une cavité close.

De son côté, le milieu agit sur le tube pollinique pour le fixer et le conduire au but. Son action, liée à la nutrition du tube, est d'ordre chimique; la pénétration n'a lieu que dans un milieu approprié, ce qui explique pour quelle raison la germination des grains de pollen ou l'introduction des tubes ne s'effectue pas toujours, même chez des espèces voisines. Une action semblable est évidemment la cause pour laquelle certaines spores de Mucors en voie de germination attirent en quelque sorte les filaments du thalle naissant d'autres Mucorinées parasites se développant dans le voisinage (1). Semblable encore est l'action des oogones des Péronosporées et Saprolégniées sur les tubes anthéridiens formés à côté d'elles. Il est curieux aussi de voir, comme l'a remarqué M. Strasburger, et comme je l'ai toujours constaté dans mes observations, que le tube pollinique ne s'avance sur l'ovule et ne pénètre dans le micropyle qu'après la constitution définitive de l'appareil sexuel (2). On reconnaît même ici que l'influence en question ne se produit qu'à un moment déterminé.

L'époque à laquelle la fécondation peut avoir lieu est donc subordonnée à l'accroissement plus ou moins prompt des

(1) Van Tieghem, *Recherches sur les Mucorinées*, 1875.

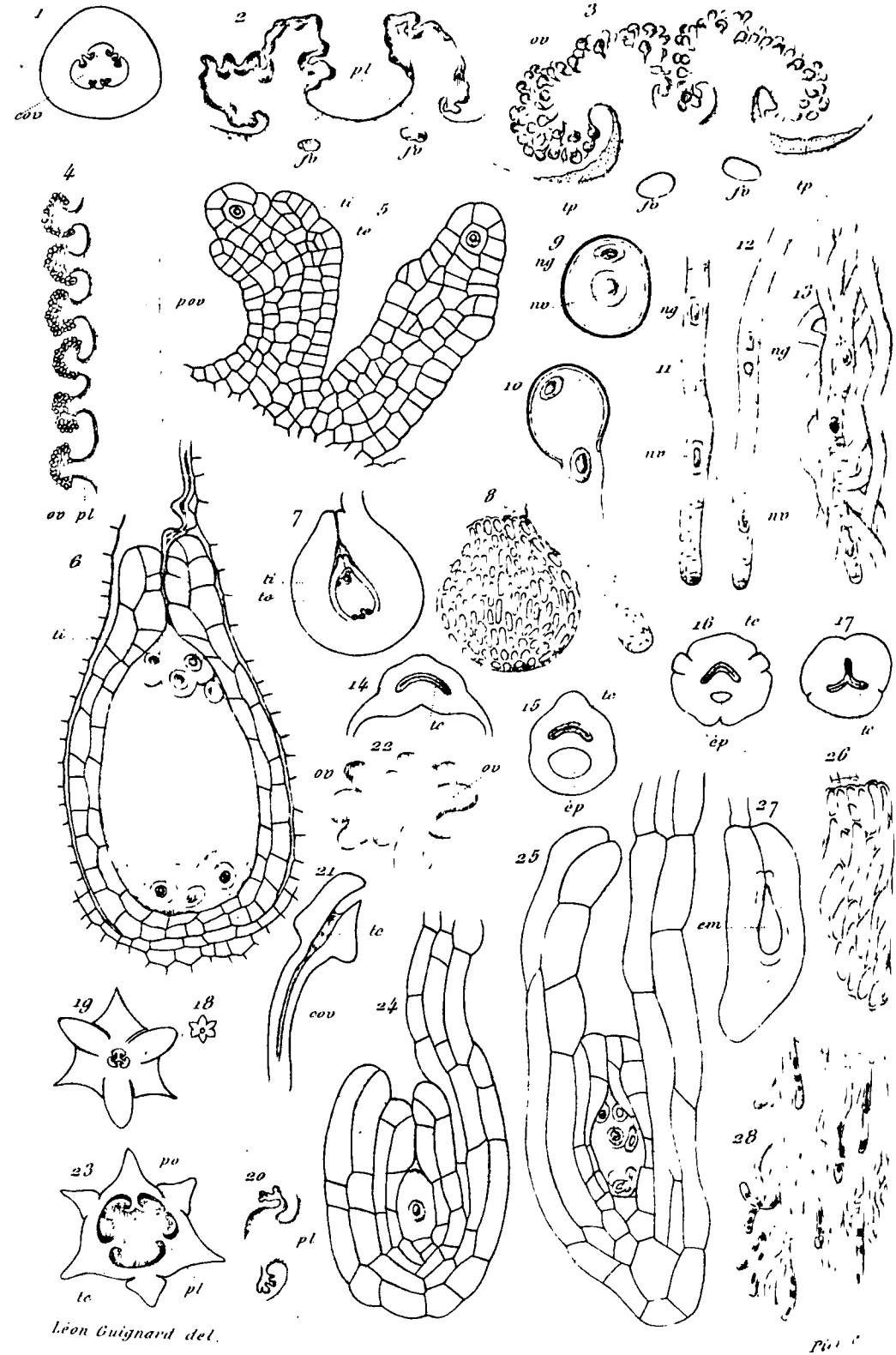
(2) Il est bien évident que, même longtemps avant la fécondation, les ovules voisins des cordons de tubes polliniques situés de chaque côté des placentas peuvent être plus ou moins en contact avec ces tubes; mais c'est là simplement une conséquence de leur position.

ovules. Dans les Orchidées que j'ai examinées, elle suit de près la formation définitive de l'appareil sexuel dans le sac embryonnaire. En se rappelant les variations possibles pour une même espèce suivant les conditions de milieu et l'état de la plante, et sans attacher ici aux chiffres une importance qu'ils ne sauraient avoir, on peut admettre que, dans nos serres, l'espace de temps qui s'écoule entre la pollinisation et la fécondation est d'environ : cinq à six semaines pour la Vanille; deux mois pour l'*Eria stellata*, le *Phajus grandifolius;* trois à quatre mois pour l'ensemble des *Cypripedium;* quatre mois pour l'*Angræcum superbum*, le *Sobralia macrantha*, le *Dendrobium nobile ;* cinq mois pour l'*Epidendrum ciliare*, le *Cymbidium sinense;* six mois et plus pour les *Vanda*, *Cattleya*, *Stanhopea*, *Cœlogyne*, *Saccolabium*, *Aerides*, etc.

Quant à la maturation des fruits, on a vu plus haut les chiffres connus. Bien qu'elle n'offre pas des variations aussi grandes, à partir de la fécondation, que le développement des ovules, à partir de la pollinisation jusqu'à celle-ci, le temps qui lui est nécessaire dépend jusqu'à un certain point de la nature des parois ovariennes, minces dans les *Cypripedium*, épaisses dans la Vanille, les *Angræcum*, les *Vanda*, etc., etc.

A l'époque où la fécondation commence, l'ovaire a atteint en général ses dimensions définitives ; le fruit ne sera pas plus gros que lui. Rien n'indique, extérieurement, l'état plus ou moins avancé des ovules ou des graines qu'il renferme. De même, la graine mûre est à peine plus grosse que l'ovule adulte, fécondé ou non (comparez fig. 7 et 8, 27 et 26). Dans ce dernier, l'épaississement des cellules épidermiques et l'aspect du tégument sont tels, qu'il est souvent difficile de juger, par un examen superficiel, s'il renferme ou non un embryon. Dans les serres, les capsules contiennent souvent beaucoup d'ovules stériles, mais le nombre d'ovules fécondés n'en est pas moins relativement considérable. Malgré le nombre immense des graines formées dans les conditions naturelles comme dans les serres, nombre qui paraît être

d'ailleurs un signe de dégradation physiologique dans une famille où la différenciation morphologique des organes floraux est cependant si élevée, l'insuffisance de réserve alimentaire contenue dans leur embryon microscopique, en nécessitant des conditions spéciales pour le développement, suffit peut-être à expliquer les difficultés et les insuccès de la reproduction des Orchidées par graines et la parcimonie relative avec laquelle elles sont distribuées dans la nature.



Léon Guignard del.

Pl. [illegible]

Pollinisation des Orchidées.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Signification des lettres : *Fv*, faisceaux libéro-ligneux; *pl*, placenta; *po*, poils; *tp*, tubes polliniques; *ov*, ovules; *ti*, tégument interne; *te*, tégument externe; *nv*, noyau végétatif; *ng*, noyau générateur; *tc*, tissu conducteur; *co*, cavité ovarienne; *ép*, cavité de l'éperon; *em*, embryon.

PLANCHE IX.

Vanilla aromatica.

Fig. 1. Coupe transversale d'un ovaire de fleur épanouie, non pollinisée. Gr. 5.

Fig. 2. Coupe transversale d'une paire de placentas, dans une fleur non pollinisée. Les ovules n'ont pas encore fait leur apparition. Gr. 40.

Fig. 3. Coupe semblable, à un âge plus avancé, montrant les ovules recouvrant les placentas et les tubes polliniques au contact du tissu conducteur. Gr. 40.

Fig. 4. Coupe longitudinale de l'une des séries de lobes placentaires, huit jours après la pollinisation. On voit que les lobes sont distincts les uns des autres. Gr. 5.

Fig. 5. Ovules, huit jours après la pollinisation. Gr. 380.

Fig. 6. Sac embryonnaire avec le tégument interne. L'appareil sexuel est formé; à côté de l'oosphère, on voit le quatrième noyau de la tétrade supérieure, qui ne se fusionnera pas avec son homologue de la tétrade inférieure. Gr. 380.

Fig. 7. Coupe médiane d'un ovule au moment de la fécondation. Gr. 40.

Fig. 8. Graine mûre, vue au même grossissement.

Fig. 9. Grain de pollen avec ses deux noyaux, le générateur plus petit que le végétatif. Gr. 380.

Fig. 10. Germination d'un grain de pollen; entrée du noyau végétatif dans le tube. Gr. 380.

Fig. 11. Situation ordinaire des deux noyaux dans la partie terminale du tube; ils ont encore leur aspect antérieur. Gr. 380.

Fig. 12. Bipartition du noyau générateur; le végétatif a une forme moins régulière. Gr. 380.

Fig. 13. Quelques tubes polliniques pris dans l'un des six faisceaux, à peu de distance de son extrémité inférieure. Gr. 380.

Fig. 14. Coupe transversale du gynostème de la fleur, un peu au-dessous du sommet, pour montrer la forme en croissant du tissu conducteur. Gr. 3.

Fig. 15. Coupe transversale vers le milieu du gynostème; au-dessous du tissu conducteur est la cavité de l'éperon formé par le labelle. Gr. 3.

Fig. 16. Même coupe, vers la base de l'éperon. Gr. 3.

Fig. 17. Même coupe, à l'entrée de la cavité ovarienne. Gr. 3.

Vanda tricolor.

Fig. 18. Coupe transversale de l'ovaire dans sa partie supérieure, dans une fleur épanouie depuis plusieurs semaines. Gr. nat.

Fig. 19. La même, grossie 5 fois, indiquant le faible diamètre de la cavité ovarienne avant la pollinisation.

Fig. 20. Un des placentas plus grossi, encore sans ovules. Gr. 25.

Fig. 21. Coupe longitudinale du gynostème et de l'ovaire de la même fleur. La cavité ovarienne, longue de 1 centimètre 1/2, est plus étroite que le tissu conducteur. Gr. nat.

Fig. 22. Un lobule placentaire avec ses ovules, trois mois après la pollinisation.

Fig. 23. Coupe transversale de l'ovaire, quatre mois et demi après la pollinisation. La cavité est remplie par les ovules et les poils; les faisceaux de tubes polliniques sont aplatis contre le tissu conducteur et les placentas. Gr. nat.

Fig. 24. Coupe d'un ovule à la même époque. Gr. 380.

Fig. 25. Coupe d'un ovule adulte, cinq mois et demi après la pollinisation. Gr. 380.

Fig. 26. Vue extérieure d'un ovule adulte, non fécondé. Gr. 100.

Fig. 27. Coupe d'une graine avec embryon presque adulte, au même grossissement que le précédent.

Fig. 28. Coupe longitudinale dans un faisceau pollinique, au voisinage de sa surface libre. On voit plusieurs sommets de tubes avec leurs noyaux. Gr. 210.

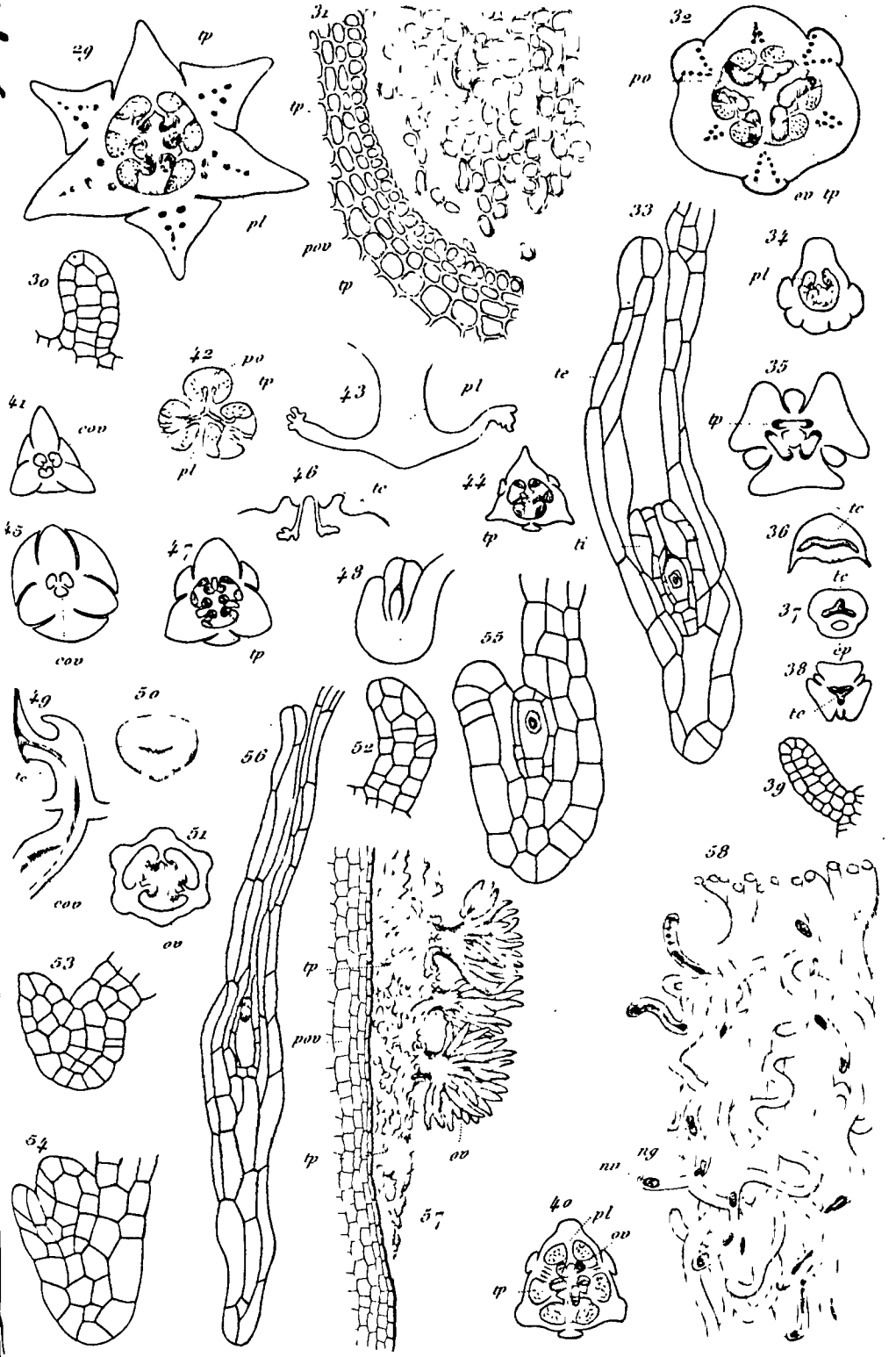
PLANCHE X.

Vanda suavis Rollissonii.

Fig. 29. Coupe transversale d'un ovaire 7 mois après la pollinisation. Faisceaux polliniques très gros. Gr. 2.

Fig. 30. Un des ovules de la coupe précédente. Gr. 200.

Fig. 31. Coupe transversale de la partie d'un faisceau au contact du tissu conducteur. Gr. 380.



Léon Guignard del.

Pierre sc

Pollinisation des Orchidées.

Angræcum superbum.

Fig. 32. Coupe transversale d'un ovaire, deux mois et demi après la pollinisation. Faisceaux polliniques très gros. Gr. nat.

Fig. 33. Ovule examiné à la même date. Gr. 200.

Phajus grandifolius.

Fig. 34. Coupe transversale d'un jeune fruit, quelque temps après la fécondation. Il n'y a qu'un placenta. Gr. nat.

Cattleya Loddigesi.

Fig. 35. Coupe transversale d'un ovaire, deux mois après la pollinisation. Gr. nat.

Fig. 36. Coupe transversale du gynostème vers le milieu de sa longueur. Gr. nat.

Fig. 37. Coupe du même vers la base du labelle. Gr. nat.

Fig. 38. Coupe à l'entrée dans l'ovaire. Gr. nat.

Fig. 39. Ovule, deux mois après la pollinisation. Gr. 200.

Cattleya citrina.

Fig. 40. Coupe d'un ovaire, pollinisé au Mexique depuis un temps indéterminé. Gr. nat.

Saccolabium giganteum.

Fig. 41. Coupe transversale d'un ovaire au milieu de sa longueur, un peu plus d'un mois et demi après la pollinisation. Gr. nat.

Fig. 42. Cavité ovarienne, grossie 5 fois, pour montrer la disposition et la forme des placentas.

Fig. 43. Un placenta isolé du même ovaire, sans trace d'ovules. Gr. 15.

Aerides Fieldingi.

Fig. 44. Coupe transversale d'un ovaire, deux mois après la pollinisation. Gr. nat.

Stanhopea inodora.

Fig. 45. Coupe transversale d'un ovaire avant la pollinisation. Gr. 2.

Fig. 46. Un placenta double, sans ovules, accompagné de chaque côté de deux proéminences formées par le tissu conducteur. Gr. 20.

Fig. 47. Ovaire en coupe transversale, sept semaines après la pollinisation. Gr. nat.

Fig. 48. Un ovule, à la même date. Gr. 100.

Cypripedium barbatum.

Fig. 49. Coupe longitudinale médiane du stigmate, du gynostème et de la partie supérieure de l'ovaire, pour montrer la disposition du tissu conducteur sur le disque stigmatique. Gr. nat.

Fig. 50. Disque stigmatique, vu de face, avec son étoile à trois branches formées par la convergence des cellules du tissu conducteur. Gr. nat.

Fig. 51. Ovaire avant la pollinisation. Gr. 2.

Fig. 52. Un des ovules avant la pollinisation. Gr. 200.

Fig. 53. Un ovule, huit jours après la pollinisation. Gr. 200.

Fig. 54. Un ovule, quinze jours après la pollinisation. Gr. 200.

Fig. 55. Un ovule d'une fleur, pollinisée depuis vingt jours par le *Cypripedium Lawrenceanum*. Gr. 200.

Fig. 56. Ovule dans lequel la fécondation vient d'avoir lieu. Embryon encore unicellulaire. Gr. 50.

Fig. 57. Coupe longitudinale passant à côté d'un placenta, destinée à montrer de face le faisceau de tubes polliniques qui le longe jusqu'à la base, en envoyant des tubes entre les lobes placentaires chargés d'ovules; un mois après la pollinisation. Gr. 20.

Fig. 58. Tubes polliniques de ce faisceau, plus grossis, pris à peu de distance de sa terminaison inférieure. Gr. 200.

RECHERCHES

SUR

LES ORGANISMES INFÉRIEURS

Par P.-A. DANGEARD

Préparateur de botanique à la Faculté des sciences de Caen.

INTRODUCTION

On admet généralement que le règne animal se relie au règne végétal d'une manière insensible, et que, à la limite, toute distinction devient impossible. Chacun alors interprète à sa façon et de ce fait nombre d'espèces font la navette entre les deux règnes.

La nature même de ces études nous a mis aux prises avec cette difficulté de classification et pour la résoudre nous avons cru pouvoir nous appuyer sur le mode de nutrition.

Si l'être dont la place est douteuse introduit les aliments tels quels à l'intérieur de son protoplasma et les y digère, c'est un *Protozoaire;* au contraire, la digestion se fait-elle par tout ou partie de la surface, les résidus de la digestion sont-ils extérieurs, c'est un *végétal.*

Ce principe peut être parfois d'une application délicate; des études précises faites à ce point de vue manquent encore dans un grand nombre de cas; mais nous ne voyons rien jusqu'ici qui puisse en infirmer la valeur : tout nous porte à croire qu'il est général.

Pour que l'on puisse comprendre dès maintenant l'emploi que nous avons fait de ce caractère de la nutrition, nous allons prendre comme exemple le *Chytridium destruens* Now.

D'après la description donnée par l'auteur (1), le *Chytridium destruens* apparaît dans la cellule d'un *Chætonema* Now. sous forme d'un corps protoplasmique incolore, finement granuleux; il grossit aux dépens du contenu de la cellule, qu'il finit par remplir. C'est à l'intérieur de son protoplasma qu'il digère et les résidus s'y réunissent en une masse rouge qui, finalement, se trouve entourée d'une grande vacuole. Cette vacuole disparaît, le protoplasma du sporange, qui atteint quelquefois 15 μ en diamètre, devient grossièrement granuleux et s'entoure d'une membrane. Les zoospores s'organisent et s'échappent sans que l'on puisse voir l'ouverture de sortie. Elles sont très petites (2 μ), elles ont une forme allongée, un flagellum (*eine Geissel*) et un noyau excentrique réfringent. La masse rouge du résidu reste à l'intérieur du sporange.

Le *Chytridium destruens* digère à l'intérieur de son plasma; aucun *Chytridium* ne possède cette faculté; l'être ainsi désigné n'est donc pas à sa place, c'est un *Protozoaire*.

Il est remarquable qu'un caractère secondaire vienne confirmer cette opinion; les zoospores ont un flagellum inséré à l'avant comme dans les *Monas*, au lieu du cil inséré à l'arrière des *Chytridium*.

On doit placer le *Chytridium destruens* dans les Monadinées zoosporées; mais il ne peut rentrer dans aucun des genres actuellement connus; nous le désignons sous le nom de *Minutularia destruens*.

Cet exemple suffit pour montrer comment nous avons pu diviser ce travail en deux parties, en nous appuyant sur le mode de nutrition.

Dans la première partie, nous avons classé les organismes inférieurs qui font partie du règne animal.

Cette première partie comprend trois chapitres :

Le chapitre I est consacré à l'étude des Vampyrelles.

Le chapitre II renferme la description des genres qui per-

(1) Nowakowski, *Beitrag zur Kenntniss der Chytridiaceen* (*Cohn's Beiträge*, II, 1877).

mettent de relier les Vampyrelles aux Rhizopodes héliozoaires.

Le chapitre III contient quelques recherches sur les Monadinées zoosporées.

Dans la deuxième partie, on recherchera quelles sont les affinités des Champignons avec les Monadinées zoosporées.

Le chapitre I comprend une revue de la famille des Chytridinées.

Le chapitre II est consacré à la famille des Ancylistées, qui se relie directement aux Chytridinées pour se continuer ensuite vers les Péronosporées et les Saprolégniées.

Un résumé, rédigé dans le même ordre, permettra de se rendre compte de l'ensemble de ce travail. Les conséquences et les résultats seront exposés brièvement à la fin de chaque chapitre, le lecteur pouvant toujours facilement se reporter, pour les détails, aux descriptions elles-mêmes.

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE I

Les Vampyrelles.

HISTORIQUE

Les Vampyrelles sont de découverte récente.

En 1865, M. Cienkowski (1) en décrit trois espèces : *V. Spirogyræ, V. vorax, V. pendula;* il les place dans les Monades sous le titre de *Monadinæ tetraplastæ*. Cette classification est encore suivie par quelques auteurs (2).

On doit à M. Hæckel (3) une quatrième espèce, la *Vampyrella Gomphonematis;* il classe les Vampyrelles dans son groupe des Monères. Les Monères sont caractérisées par l'absence d'un noyau; elles forment la base du règne des Protistes, qui comprendrait tous les êtres dont la nature animale ou végétale est douteuse. MM. Hertwig et E. Lesser (4) considèrent les Vampyrelles comme des Rhizopodes.

Les recherches de M. Klein (5) portent à sept le nombre des Vampyrelles connues jusqu'ici. Ce savant cherche à prouver, par l'étude du développement, que ces êtres doivent être placés dans le règne végétal. Il établit la famille des *Hydro-*

(1) *Beiträge zur Kenntniss der Monaden* (*Arch. für mikr. Anatomie*, I, 1865).

(2) Claus, *Traité de Zoologie*, traduit par G. Moquin-Tandon, 1884, p. 189.

(3) *Jenaische Zeitsch.*, 1871, VI, p. 23, tab. II, fig. 1-4.

(4) *Archiv. f. mikros. Anatomie*, Bd X, Supplément.

(5) *Vampyrella* (*Bot. Centralblatt*, 1882).

myxacées (1) pour les genres : *Vampyrella*, *Monas amyli*, *Monadopsis* et *Protomyxa*.

Cette famille a été adoptée par M. Van Tieghem, qui dans son *Traité de botanique* (2) la comprend dans le groupe des Champignons oomycètes, sous le nom de Vampyrellées.

M. de Bary (3), provisoirement, rassemble sous le titre de *Zweifelhafte mycetozoen* (Mycétozoaires douteux), les genres *Bursulla*, *Protomyxa*, *Vampyrella*, *Nuclearia*, *Monas amyli*, *Monadopsis*, *Pseudospora*, *Colpodella*, *Plasmodiophora*, qui lui paraissent avoir quelques affinités avec les Myxomycètes.

Les divergences d'opinion sont donc considérables; aussi donnerons-nous tout d'abord la description détaillée d'une espèce. De la sorte nous espérons être suivi et compris par le lecteur, lorsque le moment de tirer des conclusions sera venu.

Vampyrella Euglenæ sp. nov.

Pl. XI, fig. 1-13.

Cette espèce a été rencontrée sur des récoltes d'*Euglena viridis*, conservées au laboratoire de botanique. Sa forme est assez variable; le plus souvent sphérique et fortement contractée, elle peut être irrégulièrement allongée et même étendue en mince nappe. Elle est munie à sa surface d'un nombre plus ou moins grand de pseudopodes filiformes rétractiles, simples prolongements du protoplasma fondamental; c'est à l'aide de ces pseudopodes qu'elle se déplace au milieu des Euglènes; sa vitesse peut atteindre jusqu'à 30 μ par minute; elle paraît alors marcher sur la pointe de ses pseudopodes.

Les plus petites de ces Vampyrelles ne dépassent pas 5 à 6 μ et n'ont pas de vacuoles; les plus grosses mesurent 25 à 30 μ et possèdent deux ou trois vacuoles qui se séparent, se réunissent, paraissent et disparaissent lentement : leur

(1) *Loc. cit.*, p. 234.
(2) Page 1005.
(3) *Morphologie und Biologie der Pilze*, Leipzig, 1884, p. 480-483.

présence doit être attribuée aux phénomènes respiratoires.

Dans le protoplasma on voit une grande quantité de granules rouges, mais il est impossible d'y trouver aucun noyau.

La manière dont la *V. Euglenæ* se nourrit n'est pas sans intérêt; elle s'applique en un point du kyste nouvellement formé d'une Euglène et de là son protoplasma s'étend en couche mince sur toute la surface. La digestion se fait peu à peu; la Vampyrelle absorbe l'Euglène et de celle-ci il ne reste plus finalement au centre qu'une petite masse rouge sombre de résidu. L'Euglène a disparu complètement, remplacée par la Vampyrelle qui en a pris la forme et les dimensions, et si l'on ne connaissait les faits qui précèdent, on serait fort étonné de rencontrer des kystes de même grosseur mélangés ensemble, les uns à contenu rouge (*Vampyrella*), les autres à contenu vert (*Euglena*), sans compter les passages de l'un à l'autre.

Souvent une protubérance marque l'endroit où s'est fixée tout d'abord la Vampyrelle.

La période de reproduction commence : le protoplasma, qui s'est entouré d'une membrane, se divise en trois parties, le résidu se trouvant rejeté de côté. Puis l'une des masses ainsi formée sort par une ouverture de la paroi en s'étirant fortement.

On sait qu'ordinairement la sortie des Vampyrelles se fait simultanément par divers points du sporange; dans cette espèce, elles sortent l'une après l'autre par la même ouverture et à des intervalles souvent éloignés.

Une fois en liberté, les Vampyrelles se mettent à la recherche de nouvelles Euglènes; nous avons pu en observer des centaines à cet état et constater nombre de fois la conjugaison et la division. Il ne suffit pas que deux Vampyrelles se rencontrent pour que la conjugaison ait lieu; on les voit souvent en effet s'approcher l'une de l'autre, se tâter avec leurs pseudopodes et se retirer ensuite à reculons. Lorsqu'elles doivent se conjuguer, elles se joignent par leurs pseudopodes, se rapprochent au contact; une ligne incolore marque encore quelque temps l'endroit de la réunion, mais bientôt

tout se fond en une masse homogène, les deux individualités n'en font plus qu'une.

La division s'observe plus facilement : les individus qui vont se diviser se reconnaissent au milieu des autres ; ils sont fortement allongés. Leurs deux extrémités plus larges agissent en sens contraire ; mais souvent l'une des parties entraîne l'autre. Quelquefois ce n'est qu'après plusieurs heures que les efforts en sens contraire s'équilibrent ; le pont de protoplasma qui relie les deux extrémités s'étire de plus en plus et se rompt enfin brusquement.

Habituellement une Euglène n'est attaquée que par une seule Vampyrelle, mais il peut arriver qu'une seconde vienne se joindre à la première ; nous en avons même observé jusqu'à six formant un plasmode qui se comportait comme un seul individu.

Sous l'influence de conditions défavorables, les Vampyrelles s'enkystent, c'est-à-dire s'entourent d'une double membrane.

Les kystes de la *V. Euglenæ* sont sphériques, leur diamètre est de 12 à 14 μ ; la membrane externe présente quelquefois la protubérance qui a été signalée pour le sporange et qui correspond au point de fixation de la Vampyrelle sur le kyste d'Euglène. La seconde membrane, qui entoure directement le protoplasma, se trouve à peu de distance de la première, et dans l'intervalle qui les sépare se trouvent abandonnés les résidus de la digestion. Le protoplasma intérieur est fortement coloré en rouge.

L'étude de cette espèce nous a conduit à proposer l'abandon du genre *Monadopsis* Klein.

La *Monadopsis vampyrelloides* était, comme son nom l'indique, destinée à combler la lacune qui existe entre les Vampyrelles et les Monades. Il suffit de lire la description que l'auteur donne de cette espèce (1) pour se convaincre immédiatement que l'on a affaire à une véritable Vampyrelle ; elle se rapproche même sur plusieurs points de notre *Vampyrella*

(1) *Loc. cit.*, p. 209 et 260, pl. IV, fig. 20 à 27.

Euglenæ; ses zoospores se nourrissent de la même manière aux dépens d'une petite Algue verte, un *Tetraspora?*; leur forme rappelle celle des plus petits individus de la *V. Euglenæ.*

On ne connaît pas le kyste.

Nous proposons de la désigner sous le nom de *V. Kleinii*, voulant témoigner ainsi de notre estime pour les patientes et fructueuses recherches de l'auteur.

Voici la diagnose de cette espèce, telle qu'elle a été donnée dans le travail de Klein :

« Sporange souvent sphérique ou ellipsoïde, à membrane bleuissant par l'action successive de l'iode et de l'acide sulfurique, à contenu rouge pâle, finement ponctué et renfermant quelques points sombres. Ce contenu se divise en deux ou trois parties qui sortent en même temps du sporange par divers points; la division précède la sortie. Les zoospores sont petites, de couleur rouge pâle, irrégulières, anguleuses, à forme amiboïde et munies de quelques courts pseudopodes filiformes. La conjugaison des zoospores est probable et aurait lieu principalement pendant la nutrition. Chacune de ces zoospores peut englober l'Algue nourricière et y donner un sporange; plusieurs zoospores peuvent aussi se réunir et former un sporange commun sur deux, trois ou quatre cellules nourricières.

« Dans le sporange vide se trouvent abandonnés les résidus de la digestion en plusieurs petites masses brunâtres.

« Le kyste est encore inconnu.

« La *Monadopsis vampyrelloides* a été décrite au commencement de l'année 1881; elle se trouvait sur des Algues ressemblant à des *Tetraspora.* »

V. vorax Cnk.

Pl. XI, fig. 14-18.

Développement des kystes. — La *V. vorax* se nourrit principalement de Diatomées, qu'elle englobe dans son proto-

plasma et qu'elle digère ensuite. Elle a été bien étudiée par MM. Cienkowski (1) et Klein (2). Nous partageons pleinement l'opinion de ce dernier auteur touchant le *Leptophrys cinerea* d'Hertwig et Lesser; le Rhizopode de ce nom n'est que la phase d'activité de la *V. vorax*.

En conservant cette Vampyrelle dans une cellule humide, on peut faire une observation intéressante. Si les aliments viennent à manquer, les Vampyrelles n'en conservent pas moins fort longtemps leur vitalité : elles *forment fréquemment leur sporange sans qu'il y ait aucune Diatomée à l'intérieur ou autre matière nutritive* (3), mais dans ces conditions, les granules du protoplasma perdent leur belle couleur rouge et les Vampyrelles ne forment plus que de minces nappes très peu vigoureuses et presque incolores. Il semble que, dans ce cas particulièrement favorable, la présence d'un noyau un peu différencié du protoplasma serait facile à constater.

Nous ne nous occuperons ici que des kystes, les autres parties du développement de cette espèce étant fort bien connues.

Les kystes de la *V. vorax* ont un diamètre de 25 à 30 μ : ceux que nous avons étudiés ne possédaient que deux membranes, dans l'intervalle desquelles on ne trouvait aucun résidu, mais seulement un petit reliquat de protoplasma. Quelquefois les kystes présentaient une couleur rouge-brique, mais ordinairement le protoplasma intérieur formait un anneau plus coloré tapissant la membrane interne, tandis que le centre était occupé par un amas sombre et très granuleux.

Lors du développement, l'aspect change, le contenu devient fortement vacuolaire, en même temps qu'augmente son diamètre ; les vacuoles se fondent en une seule, les deux membranes du kyste se trouvent alors au contact en un certain

(1) *Loc. cit.*, p. 223 et fig. 64-73.

(2) *Loc. cit.*, p. 195.

(3) Ce fait a déjà été signalé par M. Klein pour la *V. pendula*, *loc. cit.*, p. 201, pl. III, fig. 11 et 12.

endroit. C'est par là que se montre un prolongement du protoplasma intérieur, qui finit par se détacher et devient libre. Le plus souvent ce qui reste, au lieu de former de nouveaux individus comme on serait en droit de s'y attendre, se décolore et meurt ; on n'y constatera plus désormais qu'un mouvement brownien très violent.

Nous avons pu cependant faire des observations plus complètes ; en voici une notée avec soin.

20 octobre 1885, 8 heures du matin. — Le centre d'un kyste est occupé par une grande vacuole qui grandit de plus en plus ; on voit une partie du protoplasma proéminer à l'extérieur en montrant quelques pseudopodes.

9 heures 1/2. — La Vampyrelle s'isole, son protoplasma est très dense, fortement coloré et ne possède que trois ou quatre fins pseudopodes. Cette zoospore a un diamètre de 7 μ ; elle disparaît bientôt au milieu des Algues.

Sous l'influence du vide qui s'est produit dans le kyste, l'anneau de protoplasma s'est retiré fortement de la paroi ; mais par suite de l'augmentation du volume de la vacuole, il reprend bientôt sa position normale.

Le 21, à 4 heures du soir, après quelques changements d'aspect insignifiants, le protoplasma du kyste se divise en trois zoospores ; deux de ces zoospores sortent le 22, et ce n'est que le 24 qu'il m'est possible de voir sortir la dernière zoospore.

Il ne restait plus dans le kyste qu'une dizaine de points sombres de résidus provenant de l'épuration du plasma.

C'est la première fois que l'on observe le développement de ces kystes dans les Vampyrelles ; c'est ce qui nous a engagé à donner ces détails ; l'important était de constater qu'après un temps de repos plus ou moins long, il y avait formation de nouvelles zoospores. Les cultures ont duré neuf mois ; mais il nous paraît certain que la phase de non-activité peut être beaucoup plus longue encore, si les kystes sont maintenus à une humidité modérée.

Vampyrella pendula Cnk.

Pl. XI, fig. 19-20.

Nous avons rencontré cette espèce en assez grande abondance. Elle vit sur les Œdogoniées. Les zoospores percent la paroi d'une cellule, retirent leurs pseudopodes; elles attirent ensuite à l'intérieur de leur corps tout le contenu de la cellule : protoplasma, grains d'amidon, chlorophylle. Après la digestion, il ne reste plus que quelques résidus se colorant en bleu par l'iode. Cette manière d'absorber les aliments et de les digérer appartient exclusivement au règne animal; on avait cru jusqu'ici que la famille des Chytridinées présentait quelque chose d'analogue, il n'en est rien : les raisons que l'on donnait à ce sujet en vue d'établir la nature végétale des Vampyrelles n'ont donc aucune valeur (1). Bien plus, la *Nuclearia simplex* présente un mode de nutrition exactement semblable et il ne paraît guère possible de lui refuser une place dans les Rhizopodes héliozoaires, au lieu de la placer comme on le fait dans les *Monadinæ tetraplastæ*.

Le sporange de la *Vampyrella pendula* donne habituellement deux zoospores qui sortent par deux points opposés de la membrane; il est porté sur un pied qui lui-même est fixé sur la cellule d'*Œdogonium*.

Les zoospores peuvent se réunir au nombre de 2 à 4.

M. Klein a observé dans cette espèce la formation de sporanges non pédicellés sans nutrition préalable.

Il est possible de rencontrer une dizaine de kystes à la fois sur le même filament d'Algue, ils sont très faciles à reconnaître. Leur membrane externe est excessivement mince, elle se continue dans le pied; la seconde membrane est épaisse et munie de nombreuses aspérités coniques; la dernière recouvre directement le protoplasma. Elles sont formées de cellulose ordinaire, l'hésitation est impossible. L'action successive de

(1) Voy. plus loin, 2e partie.

l'acide sulfurique et de l'iode leur donne une couleur bleu intense. On avait bien signalé la présence de la cellulose dans la membrane des sporanges de plusieurs espèces de Vampyrelles; mais, sauf erreur, elle n'avait pas encore été constatée pour les kystes.

Le protoplasma de ces kystes est jaune rougeâtre, fortement oléagineux et quelquefois divisé en plusieurs masses.

Les résidus de la digestion sont abandonnés entre les membranes et bleuissent par l'iode, ce qui prouve que l'amidon n'est digéré qu'incomplètement. Ce fait d'ailleurs, est assez général et va se retrouver plusieurs fois dans les êtres qui vont être successivement étudiés.

Le nombre des Vampyrelles connues jusqu'ici se trouve porté à 9; il devient donc nécessaire de les classer.

M. Klein a essayé de le faire en s'appuyant sur la présence ou l'absence de pseudopodes et sur les ornements des sporanges.

Il nous paraît plus naturel de diviser les Vampyrelles en deux groupes d'après la manière tout à fait caractéristique dont elles se nourrissent ; les caractères dont s'est servi M. Klein permettront de distinguer ensuite les espèces.

1er GROUPE

Les Vampyrelles du premier groupe entourent complètement l'hôte, l'englobent de leur protoplasma et le digèrent ensuite. Ce sont :

1° *V. vorax* Cnk.
2° *V. Euglenæ.*
3° *V. Kleinii* (*Monadopsis vampyrelloides* Kl.).

2e GROUPE

Les Vampyrelles du deuxième groupe plus nombreuses perforent la paroi des cellules nourricières et attirent les aliments à leur intérieur; leur sporange est extérieur à l'hôte.

1° *V. Spirogyræ* Cnk.
2° *V. variabilis* Kl.

3° *V. pendula* Cnk.
4° *V. inermis* Kl.
5° *V. pedata* Kl.
6° *V. Gomphonematis* Hæck.

Les Vampyrelles du premier groupe se distinguent entre elles facilement.

La *Vampyrella vorax* atteint de grandes dimensions; son protoplasma renferme de nombreuses petites vacuoles; ses sporanges sont fortement irréguliers, les zoospores en sortent brusquement par divers points à la fois. Les kystes (1) donnent trois ou quatre zoospores après un long temps de repos.

La *Vampyrella Euglenæ* n'a jamais plus de deux ou trois grosses vacuoles; ses sporanges et ses kystes sont sphériques et munis souvent d'une petite protubérance; les zoospores sortent du sporange par la même ouverture et à des intervalles de temps souvent éloignés.

La *Vampyrella Kleinii* (*Monadopsis vampyrelloides* Kl.) est la plus petite de toutes celles que l'on connaît jusqu'ici; le contenu du sporange se divise en deux ou trois zoospores qui sortent par divers points de la paroi. Kystes encore inconnus.

Les Vampyrelles du deuxième groupe peuvent être subdivisées, au moyen du tableau analytique suivant, qui n'est qu'une application des principes de M. Klein dans sa classification (2).

Des pseudopodes filiformes.	A Sporanges non pédicellés.	Sur les *Spirogyra*.....	*V. Spirogyræ.*
		Sur les *Gomphonema*..	*V. Gomphonematis.*
		Sur plusieurs Conferves.	*V. variabilis.*
	B Sporanges pédicellés.....	*V. pendula.*	
		V. inermis.	
		Espèces très voisines.	
Pas de pseudopodes filiformes; un pseudopode élargi.....		*V. pedata.*	

(1) Voy. plus haut, p. 249-250.
(2) *Loc. cit.*, p. 254.

Des pseudopodes filiformes.

A. SPORANGES NON PÉDICELLÉS

La *Vampyrella Spirogyræ* possède un sporange sphérique, rarement ellipsoïde; le contenu se divise en 2-4 zoospores également sphériques, munis de longs pseudopodes très fins ; ces zoospores prennent quelquefois une forme allongée et leurs pseudopodes sont élargis et hyalins. La conjugaison des zoospores n'a pas été observée. Le kyste ellipsoïde renferme les résidus de la digestion entre ses deux membranes.

Parasite sur les *Spirogyra*.

La *Vampyrella Gomphonematis* est la seule espèce du genre que l'on ait rencontrée jusqu'ici dans la mer. On ne connaît que le sporange qui produit 4 zoospores à longs pseudopodes.

Parasite sur les *Gomphonema*.

La *Vampyrella variabilis* est, comme son nom l'indique, variable de forme, de grosseur, etc. Ainsi le sporange peut donner de 1 à 10 zoospores, le plus souvent 2-4. Les individus peuvent copuler en grand nombre, formant ainsi des plasmodes qui atteignent 92 μ. La dimension ordinaire des sporanges est de 32-60 μ en longueur et de 16 à 28 μ en largeur. Les parois du kyste sont lisses, sa dimension est de 12 à 28 μ.

Parasite sur les Conferves.

B. SPORANGES PÉDICELLÉS

La *Vampyrella pendula* et la *Vampyrella inermis* ne se distinguent qu'assez difficilement. Toutes deux sont parasites sur les Œdogoniées; on peut cependant être guidé dans la détermination par le fait que les kystes de la *V. pendula* ont trois membranes dont la moyenne est chargée d'aspérités coniques (1), tandis que ceux de la *V. inermis* ont leurs trois membranes lisses.

(1) Voy. plus haut la description de cette espèce, p. 251.

De plus, dans cette dernière espèce, la conjugaison des zoospores suit immédiatement leur sortie.

Un pseudopode élargi.

La *Vampyrella pedata* diffère profondément des autres espèces; elle n'a qu'un large et court pseudopode hyalin, quelquefois subdivisé lui-même. Les sporanges ont en moyenne 40 μ, le protoplasma se divise ordinairement en deux, mais il peut également sortir indivis. La conjugaison et la division des zoospores ont été observées. Le kyste n'est pas connu.

Parasite sur les Œdogoniées.

Nous pourrions dès maintenant aborder la discussion sur la nature végétale ou animale des Vampyrelles. L'importance que nous avons accordée au mode de nutrition ne peut laisser aucun doute sur notre opinion à cet égard. Les faits qui vont suivre rendront la discussion plus facile. Le genre *Nuclearia* conduit en effet directement aux Héliozoaires; sa ressemblance d'autre part avec les Vampyrelles est si frappante, que M. Cienkowski les réunissait ensemble sous le titre de *Monadinæ tetraplastæ*.

Il est difficile de comprendre comment la place du genre *Nuclearia* a pu rester aussi longtemps indécise; il ne ressemble en effet que de loin à une Monade et encore moins s'il est possible à un Myxomycète, ainsi qu'on le verra dans le chapitre suivant.

CHAPITRE II

Description de quelques Rhizopodes, héliozoaires.

Nous étudierons dans ce chapitre les genres qui permettent de relier les Vampyrelles aux Rhizopodes héliozoaires :

1° Le genre *Nuclearia*, qui a été décrit par M. Cienkowski;

2° Le genre *Heterophrys*, dû à M. Archer;

3° Le genre *Actinophrys* Ehr. Ce dernier genre est bien mieux connu que les deux premiers; mais la plupart des auteurs, dans leurs descriptions, omettent la description des kystes, qui cependant, au point de vue des affinités, présentent un grand intérêt.

Genre NUCLEARIA Cnk.

Nuclearia simplex Cnk. (1).

Pl. I, fig. 21-26.

La *Nuclearia simplex* pourrait certainement être confondue avec une Vampyrelle, si l'on se contentait d'un examen superficiel; c'est la même forme, les mêmes pseudopodes, le même protoplasma avec granules rouges, et aussi le même mode de nutrition; de nombreuses petites vacuoles changent lentement de disposition et de volume; on ne peut les apercevoir que dans le cas où le protoplasma n'est pas chargé de matières nutritives.

Mais il y a un noyau, dont la présence va entraîner des modifications importantes dans la suite du développement; ce noyau est identique à celui des amibes; il est composé d'un nucléole central très réfringent, entouré d'une zone plus claire.

La *Nuclearia simplex* se nourrit d'Algues diverses, d'Euglènes et d'Infusoires, dont elle perce la paroi. Cela fait, elle introduit à l'intérieur de leur corps un fort prolongement d'elle-même, qui entoure tout ou partie de la substance nutritive et l'attire ensuite dans la masse générale avec les grains d'amidon, les corpuscules chlorophylliens qui s'y trouvent; c'est absolument ce qui a lieu pour les Vampyrelles de notre second groupe.

Les résidus provenant de la digestion sont-ils devenus trop

(1) Cienkowski, *Beitr. zur Kenntn. der Monaden*, fig. 79-81.

nombreux, la *Nuclearia* s'en débarrasse par une rupture momentanée de sa surface; elle se contracte ensuite et reprend sa forme.

Il ne faudrait pas confondre cela avec ce qui arrive lorsqu'on retire la *Nuclearia simplex* de vases assez profonds; elle éclate au bout de peu de temps dans l'eau de la préparation, mais son protoplasma se disperse et ne peut plus se reformer en sphère; le noyau est abandonné sur le côté. Il nous est cependant arrivé, même dans ce cas, de voir s'isoler des débris une petite masse sans noyau apparent, qui émettait quelques rares pseudopodes, englobait quelques particules alimentaires et reformait rapidement un nouvel individu.

Si la nourriture est abondante, la *Nuclearia simplex* atteint et dépasse 50 μ; elle se divise alors fréquemment. Ce n'est pas sans difficulté que la division se produit; le corps change de forme, se contourne de toutes les façons, et ce n'est le plus souvent qu'au bout de deux ou trois heures que l'on peut voir la séparation définitive. J'ai vu nettement dans l'une de ces divisions un noyau passer dans le pont incolore qui reliait les deux parties.

La conjugaison a lieu également, mais elle est très rare; la seule observation que nous ayons pu faire à ce sujet ne laisse prise à aucune incertitude.

L'un des individus très gros, 60 μ, renfermait deux germes endogènes que nous décrirons plus loin comme des formations parasitaires; l'autre individu, beaucoup plus petit et d'abord éloigné, se trouva passer au voisinage du premier; les pseudopodes se touchèrent, se réunirent, et la fusion des deux individus devint bientôt complète. Une demi-heure après, la *Nuclearia* provenant de cette conjugaison ne se distinguait des autres que par ses dimensions tout à fait extraordinaires.

Le développement de la *Nuclearia simplex* s'est montré jusqu'ici complètement identique à celui d'une Vampyrelle; les différences que l'on va remarquer par la suite doivent être attribuées à la présence d'un noyau. La *Nuclearia simplex* ne forme point de sporange; elle s'enkyste. Pour cela, elle con-

tracte lentement son protoplasma, l'épure en déposant en couches concentriques les résidus de la digestion dans une substance muqueuse à réfrangibilité peu différente de celle de l'eau, et enfin s'entoure d'une membrane. Son protoplasma possède alors une belle couleur rouge, due aux nombreux granules colorés qu'il possède; au centre se trouve le noyau. La couche muqueuse qui renferme les résidus, composés en grande partie de grains d'amidon, est d'épaisseur très variable : elle peut manquer.

Ce n'est qu'après trois ou quatre mois que le protoplasma retrouve son activité; il perce alors la membrane d'une ouverture assez large et sort indivis en s'étirant, comme l'avait déjà vu M. Cienkowski (1). Il faut remarquer toutefois que les pseudopodes peuvent se montrer par les différents points du kyste; la *Nuclearia*, au lieu d'abandonner la membrane, l'emporte quelquefois avec elle. Quant à la zone muqueuse, n'étant entourée elle-même d'aucune membrane, elle ne forme qu'un faible obstacle à la sortie du protoplasma; celui-ci paraît d'ailleurs conserver sur elle comme sur la membrane une action digestive.

Afin que l'on ne puisse créer de nouvelles espèces de *Nuclearia*, d'après les différences de couleur, de forme, de grosseur qu'elle présente, nous allons passer rapidement en revue ce que nous avons observé à cet égard.

Lorsqu'elle vit aux dépens de l'*Euglena viridis*, la *Nuclearia simplex* est très vigoureuse; elle se divise fréquemment; la chorophylle absorbée lui donne une belle couleur verte; elle ressemble alors d'une manière étonnante à la *Nuclearia delicatula* Cnk. (2), dont on ne connaît pas le mode d'enkystement, mais qui posséderait plusieurs noyaux; des kystes nombreux ont été obtenus; ils présentaient habituellement une zone muqueuse très large. Le parasite que nous avons désigné sous le nom de *Sphærita endogena* s'est rencontré constamment dans ces cultures à partir du mois d'octobre 1885.

(1) *Loc. cit.*, et fig. 81.
(2) *Loc. cit.*, fig. 74-78.

Sur les *Spirogyra*, la *Nuclearia simplex* se divise rarement, mais les pseudopodes atteignent quelquefois une très grande longueur; la couleur rougeâtre fondamentale domine; les kystes, peu nombreux, avaient une zone muqueuse souvent rudimentaire.

Nous avons conservé plusieurs mois, dans une cellule humide, des *Nuclearia* avec un filament de *Nitella tenuissima;* elles se sont d'abord divisées rapidement, mais lorsque la nourriture a manqué, elles ne se sont point enkystées. Le protoplasma était cependant dépourvu de tout résidu; sa couche superficielle était devenue membraneuse; à cet état, il montrait encore de faibles mouvements.

Les *Nuclearia simplex* attaquent aussi les Infusoires; il n'est pas rare d'en trouver six ou sept réunies sur le même kyste; enfin, nous les avons vues se nourrir d'une Volvocinée, le *Chlamydococcus pluvialis.*

La description que nous donnons de cette espèce diffère de celle qu'a donnée M. Cienkowski sur plusieurs points. D'après cet auteur, les kystes renferment un protoplasma incolore; or nous avons vu qu'il était coloré en rouge par de nombreux granules, comme chez les Vampyrelles. Cette différence dans les résultats peut s'expliquer : *si les cultures sont épuisées, la Nuclearia simplex, en effet, perd sa couleur;* mais il faut voir là l'exception, et non la règle.

Enfin, les kystes avaient été décrits comme possédant deux membranes, dans l'intervalle desquelles se trouvaient abandonnés les résidus.

Toujours nous avons vu le protoplasma abandonner autour de lui, en couches concentriques, les résidus dans une substance muqueuse; il n'y avait jamais de seconde membrane extérieure, mais nous admettons volontiers qu'il puisse en exister une.

Genre HETEROPHRYS Arch.

Heterophrys dispersa sp. nov.

Pl. XI, fig. 27-31.

L'espèce suivante de Rhizopode donne la transition des *Nuclearia* au groupe désigné par M. Archer (1) sous le nom d'*Heliozoa chlamydophora :* c'est un *Heterophrys*. Il se distingue du genre *Nuclearia* par la présence autour du corps d'une zone transparente de protoplasma très dense, traversée par les pseudopodes; cette zone est fortement déchiquetée à l'extérieur.

Cet Hétérophrys se nourrit de grains d'amidon, de substances chlorophylliennes, qui lui donnent souvent une couleur verte; on le rencontre sur les Nitelles, les Euglènes, les Infusoires, etc. L'introduction des aliments a lieu comme chez les *Nuclearia*.

Au centre du corps se trouve un noyau unique nucléolé; il est souvent difficile à apercevoir, par suite de l'abondance des matières nutritives.

La division est observée pour la première fois dans ce genre; elle s'effectue très simplement; le pont qui réunit les deux parties ne s'allonge point en s'amincissant, comme dans les Vampyrelles et les *Nuclearia;* mais la rupture définitive se fait peu à peu, suivant une ligne brisée. Nous n'avons pu voir la conjugaison se produire.

L'enkystement se fait de la manière suivante : l'*Heterophrys* se débarrasse des résidus de la digestion; les trois ou quatre masses rouge sombre qui en proviennent se trouvent portées vers la circonférence; en ce point la zone se sépare, la paroi du corps se soulève en forme de vacuole et se rompt, mettant ainsi en liberté les résidus. Les pseudopodes rentrent à l'inté-

(1) *Resume of recent Contrib. to our Knowl. of Freshwater* Rhizopoda, part. 1, *Heliozoa* (*Quarterly Journ. of mikr. sc.*, 1876).

rieur; la zone extérieure déchiquetée se solidifie et forme une épaisse membrane entourant un protoplasma finement ponctué de rouge, comme dans les kystes de *Nuclearia*.

L'espèce que nous venons de décrire rapidement se rapproche de l'*Heterophrys varians;* elle en diffère par son noyau unique.

M. F.-E. Schulze (1) pense que l'*Heterophrys varians* peut manquer de la zone caractéristique du genre, et il donne des figures à l'appui de cette opinion. Nous ferons remarquer que ce fait demande confirmation ; les *Heterophrys* vivent en effet en compagnie des *Nuclearia*, ce qui aurait pu amener une confusion.

Dans nos cultures, nous avons bien remarqué quelquefois une disparition partielle de cette zone, mais c'était toujours lorsque les individus, attaqués par un parasite (*Sphærita*), présentaient des signes certains d'une profonde altération.

L'*Heterophrys varians* se nourrit volontiers de Diatomées, ce qui n'a jamais lieu pour l'espèce que nous avons rencontrée.

Sous le nom d'*Heliophrys variabilis*, M. R. Greef a décrit (2) un Rhizopode qui, d'après M. Archer (3), devrait être identifié avec l'*Heterophrys varians*. Cela nous paraît assez peu probable, vu la différence de constitution de la zone externe; dans l'*Heterophrys varians*, cette zone est complètement transparente; dans l'*Heliophrys variabilis*, elle est beaucoup plus large et renferme de petits bâtonnets; or, si nous en jugeons par les observations faites sur l'*Heterophrys dispersa*, la même espèce ne présente pas de variations aussi grandes.

Quelle est la nature de l'enveloppe du corps des *Heterophrys?* MM. Hertwig et Lesser (4) pensaient qu'elle était for-

(1) *Rhizopodenstudien* (*Archiv. f. mikrosk. Anatomie*, 1874, p. 386-389).

(2) *Archiv. f. mikrosk. Anatomie*, 1875, p. 28.

(3) W. Archer, *Resume of recent Contr. to our Knowl. of Freshwater* Rhizopoda, part. 1, *Heliozoa* (*Quarterly Journal of mikros. sc.*, 1876, XVI).

(4) *Ueber Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen* (*Arch. f. mikros. Anatomie*, X, Suppl.).

mée de petits filaments chitineux, dont les prolongements constituaient les épines; cette opinion doit être abandonnée; elle est incompatible avec les faits d'introduction des aliments, de division du corps, d'expulsion des résidus, etc.

M. F.-E. Schultze (1) comparait cette enveloppe à la couche muqueuse qui entoure certains *Spirogyra*.

M. Archer pense (2) qu'elle est formée d'un protoplasma peu différent de celui du corps, et que les prolongements qui la hérissent sont de même nature. Nous nous rangeons à cette dernière opinion, tout en faisant remarquer que, pour l'enkystement, cette couche se solidifie.

Dans l'*Heterophrys marina* (3), on a signalé une division du corps en endosarque clair et en ectosarque fortement granuleux; cette distinction ne peut être faite dans l'*Heterophrys dispersa*.

Les genres *Astrococcus* et *Astrodisculus* sont très intéressants au point de vue de l'évolution des formes; malheureusement, ils sont trop mal connus pour qu'on puisse en tirer aucune conséquence.

En particulier, l'*Astrodisculus radians* Greef (4) devra disparaître. L'auteur ayant rencontré deux Rhizopodes renfermant des sphères de protoplasma granuleux, les plaçait provisoirement dans le genre *Astrodisculus*, sans pouvoir expliquer cette particularité.

Nous démontrons dans la deuxième partie de ce travail que ces sphères de protoplasma appartiennent à un parasite de la famille des Chytridinées (*Sphærita endogena*).

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*
(3) Hertwig et Lesser, *loc. cit.*
(4) Greef, *Archiv. f. mikr. Anatomie*, 1869, pl. XXVII, fig. 36 et 36*a*, p. 500.

Actinophrys sol Ehr.

Pl. XI, fig. 32-38.

L'*Actinophrys sol* forme d'un autre côté la transition aux Radiolaires. Il a déjà été étudié par un grand nombre d'observateurs (1), et cependant l'accord est loin d'être fait à son sujet.

Nous voulons surtout attirer l'attention sur les colonies et sur le mode d'enkystement.

La conjugaison de deux Actinophrys est assez fréquente, beaucoup moins cependant que la division.

On sait comment les aliments sont introduits à l'intérieur de ces êtres; supposons une Euglène arrivée au contact du corps : une cupule se produit aussitôt; le protoplasma remonte de chaque côté et finit par entourer complètement la proie en l'attirant de plus en plus à l'intérieur du corps : or, dans une colonie formée de quatre ou cinq Actinophrys, on peut rencontrer jusqu'à dix vacuoles renfermant chacune une Euglène plus ou moins digérée.

Le liquide de ces vacuoles est le plus souvent incolore; quelquefois il est légèrement coloré.

Les colonies proviennent-elles de la division d'un individu unique (2), ou doit-on les considérer comme provenant de la conjugaison de plusieurs *Actinophrys?* C'est à cette dernière opinion que nous nous sommes arrêté; il n'est pas facile, on le conçoit, d'observer le moment de la conjugaison de tous les individus, mais nous avons pu voir un *Actinophrys* venir se joindre à trois autres. D'ailleurs la manière dont la séparation se produit montre bien que la réunion n'est que momentanée.

Dans le cas d'une division, les deux individus sont réunis

(1) Ehrenberg, *Inf.*, 1838; Dujardin, *Hist. nat. des Inf.*; Grenacher, *Ueber* Actinophrys sol *(Verhandl. der phys. med. Gesellsch.*, Wurzbourg, 1868); Hertwig et Lesser, *loc. cit.*; Archer, *loc. cit.*

(2) Voy. Klein, *loc. cit.*, p. 250-251.

fort longtemps par un pont de protoplasma; ils ne se séparent qu'avec difficulté.

Pour les membres d'une colonie il n'en est pas de même; une lacune se produit au milieu, elle s'étend rapidement d'un côté, et comme le montre la figure 32, planche XI, pour une de ces observations.

A se sépare de D, puis de B et devient libre.

D se sépare de C et devient libre; C et B ne se séparent qu'un peu plus tard.

C'est une séparation et non une division. La forme habituelle d'un *Actinophrys* est sphérique : au centre du corps se trouve le noyau. Ce noyau est formé par un anneau de plasma très réfringent; c'est tout ce que l'on peut voir sans réactif. En employant le picro-carmin ou la glycérine picro-carminatée on arrive, assez rarement du reste, à voir à l'intérieur des plus gros noyaux une masse de protoplasma irrégulière, se reliant par des traînées à l'anneau extérieur; c'est le nucléole, entre les deux se trouve un liquide clair. Le noyau serait entouré d'une membrane, nous n'avons pu l'apercevoir.

On s'explique facilement, d'après cette structure, l'opinion de M. Grenacher (1), qui considérait ce noyau comme une sphère creuse; il la comparait à la capsule centrale des Radiolaires; cette idée n'est plus admise. Nous pouvons croire cependant qu'il y a dans cette constitution du noyau de l'*Actinophrys sol* un passage, une transition de la forme ordinaire à la forme compliquée d'une capsule centrale.

Autour du noyau se trouve un protoplasma dense, finement granuleux, qui circonscrit vers la surface de nombreuses vacuoles et se prolonge ensuite dans les pseudopodes.

Dans ces pseudopodes, existe une baguette de protoplasma plus dense et rigide, que l'on pourrait suivre, d'après M. Archer, jusqu'à la surface du noyau, en faisant agir les acides ou les alcalis dilués. Ce ne peut être cependant qu'une modification légère du plasma sans grande importance. En effet,

(1) *Loc. cit.*

lors de l'enkystement, les pseudopodes rentrent dans la masse du corps et s'y fondent complètement. Le protoplasma, avant de s'enkyster, se débarrasse toujours des résidus de la digestion; il sécrète une première membrane lisse, se contracte, en forme une seconde, quelquefois une troisième; il est incolore et très granuleux.

En faisant quelques essais, nous avons obtenu une fois la coloration du noyau sans que le protoplasma fût aucunement coloré.

La variété de kystes décrits par M. Cienkowski avait une membrane extérieure treillissée; nous l'avons rencontrée beaucoup plus rarement que la précédente. M. Cienkowski a décrit la sortie du protoplasma en un nouvel *Actinophrys* après un long temps de repos. Il a montré également qu'un même individu pouvait fournir deux kystes en se divisant pendant l'enkystement.

L'étude de l'*Actinophrys sol* met bien en évidence les affinités des Rhizopodes héliozoaires avec les *Vampyrella*, les *Nuclearia*, les *Heterophrys;* il y a en commun chez tous ces êtres la forme générale du corps, le mode d'enkystement, la division, la conjugaison de deux ou plusieurs individus.

Le genre *Heterophrys* est le seul où cette conjugaison n'ait pas encore été observée. Le genre *Vampyrella*, à la vérité, possède des sporanges. Bien que les zoospores aient dès le début le caractère de véritables Rhizopodes, ce fait n'en autorise pas moins à relier par la base le groupe des Rhizopodes à celui des Flagellates par l'intermédiaire des Monadinées zoosporées. Bien plus, dans ces derniers, les zoospores possèdent des flagellums, mais elles peuvent les perdre et prendre une forme amiboïde, les faisant ressembler alors à des Rhizopodes. Le chapitre III va permettre de se rendre compte de ces affinités.

CHAPITRE III

Les Monadinées zoosporées.

Le groupe des Monadinées zoosporées, qui fait l'objet de ce chapitre, est un des plus mal connus; son étude présente des difficultés toutes particulières, les êtres qui le composent se rencontrent fort rarement et il est impossible de pouvoir seul étudier toutes les espèces; il faut souvent se contenter des descriptions et les utiliser au mieux de la science. De plus, dans ce groupe un point important était resté dans l'ombre; la forme des kystes est connue pour plusieurs espèces; il était intéressant de rechercher, malgré le temps considérable qu'exigent ces sortes de recherches, comment se comporteraient ces kystes.

M. Klein avait pensé combler la lacune qui existe entre les Monades et les Vampyrelles par la création du genre *Monadopsis vampyrelloides*. Nous avons vu que l'être ainsi désigné était une simple Vampyrelle et ne pouvait servir à établir cette transition.

Le genre *Vampyrella* a été rattaché aux Rhizopodes héliozoaires; le genre *Monadopsis* est détruit; il ne reste donc plus de la famille des Hydromyxacées, établie par M. Klein, que deux genres : *Monas amyli* et *Protomyxa*, et ces deux genres doivent être rangés dans les Monadinées zoosporées à côté du genre *Pseudospora*.

Genre PSEUDOSPORA Cnk.

Pseudospora Nitellarum Cnk.

Pl. XII, fig. 1-13.

Il n'est pas rare de rencontrer, dans les cellules de *Clado-*

phora, des kystes à double membrane, tels que ceux qui sont représentés planche XII.

On trouve fréquemment aussi, en particulier dans les Conjuguées, des sphères jaunâtres de protoplasma, qui paraissent avoir absorbé le contenu des cellules.

Ces productions n'avaient pas encore été étudiées jusqu'ici. Ce n'est pas sans peine que nous les avons identifiées, par le moyen de cultures, avec le *Pseudospora Nitellarum* (1), qui n'est connu que par deux figures tout à fait insuffisantes.

L'état le plus jeune est représenté par de petites sphères d'un diamètre d'environ 7 μ, légèrement colorées en jaune; elles absorbent par leur surface le protoplasma, les grains d'amidon, les corpuscules chlorophylliens de l'Algue et les digèrent à l'intérieur. Lorsque la nutrition est terminée, les zoospores se forment; à cet effet, la couche superficielle du sporange s'éclaircit et montre un réseau de granules, puis cette couche se mamelonne, se divise en zoospores. Celles-ci entourent un résidu fortement coloré en jaune sale, qui provient de l'épuration complète du protoplasma; ce résidu contient quelquefois une poussière fine agitée de mouvements browniens. Les zoospores sont elles-mêmes plongées dans un mucus légèrement coloré; on les voit distinctement agiter leur cil. Le sporange est recouvert d'une fine pellicule, parfois il y a une véritable membrane.

Les zoospores sortent au travers sans qu'on puisse distinguer les ouvertures de sortie; elles ont 5 à 6 μ; leur forme est sphérique, le protoplasma renferme quelques granulations réfringentes, il est muni à l'avant d'un long cil qui s'agite constamment, c'est un flagellum. Au bout d'un certain temps le contour des zoospores devient irrégulier, le cil se raccourcit et disparaît.

Nous avons assisté à une division de ces corpuscules reproducteurs en deux; elle s'y est produite absolument comme dans les *Monas* proprement dits.

(1) Cienkowski, *loc. cit.*, fig. 12 et 13.

Les kystes ont été obtenus en grande quantité. Les individus qui vont s'enkyster se font remarquer par leurs plus grandes dimensions, et aussi par l'abondance des matières nutritives qu'ils renferment; ils atteignent jusqu'à 40 μ.

Après s'être entouré d'une première membrane, souvent plus épaisse, le protoplasma se condense et se recouvre d'une seconde membrane. Les résidus abandonnés dans l'intervalle sont composés, en grande partie du moins, d'amidon; ils se colorent fortement en effet par la solution alcoolique d'iode. Le protoplasma peut se contracter à nouveau et former une troisième membrane.

Ces membranes, ainsi que celles des sporanges, sont formées de cellulose ordinaire; elles bleuissent par l'action successive de l'acide sulfurique et de l'iode. Afin d'éviter des mécomptes, on ne saurait trop recommander de bien sécher les préparations après avoir fait agir l'acide sulfurique. Cela est facile dans le cas présent, le parasite étant à l'intérieur de cellules d'Algues; mais il n'en est plus de même lorsqu'il s'agit de *Nuclearia* ou d'*Actinophrys sol.*

Les kystes renferment un protoplasma incolore dont les nombreuses granulations se trouvent principalement à la surface; ces kystes peuvent rester six mois et même davantage sans éprouver aucun changement. Après ce laps de temps les granulations s'orientent en réseau à la surface comme dans le sporange, le protoplasma se mamelonne et se divise en zoospores. Le nombre de ces zoospores ne dépasse pas ordinairement une vingtaine; elles s'agitent vivement à l'intérieur et sortent enfin à travers les parois. Leur grosseur est de 4 à 5 μ; elles sont formées d'un protoplasma incolore renfermant quelques granules réfringents.

Ce développement a pu être observé un grand nombre de fois, tant sur les kystes trouvés à l'intérieur des *Nitella* que sur ceux des cellules de *Cladophora.*

Cette espèce vit encore dans les cellules de *Chara,* mais seulement à la partie supérieure des tiges, là où l'incrustation des parois est faible ou nulle.

M. Saville-Kent (1) conserve seulement dans le genre *Pseudospora* l'espèce qui vit sur les Volvox, *P. Volvocis* Cnk., et il range les deux autres, *P. Nitellarum* et *P. parasitica*, dans le genre *Monas* (2).

Nous ne pouvons partager cette opinion.

Dans le développement du *Monas Dallingeri* (3) S. K., à côté de quelques analogies on trouve des différences considérables avec ce que nous venons de décrire. Ainsi la division du protoplasma en zoospores n'y est pas simultanée, elle est précédée par une marque cruciale, suivie bientôt par une partition en nombreux segments; les kystes, trente-six heures après leur formation, projettent au dehors une matière fluide sans structure; cette substance, au bout de six heures, montre de minuscules spores qui grandissent rapidement et ressemblent bientôt à leurs parents. Ce dernier point me semble demander une vérification. Quant aux autres espèces de *Monas*, dont le nombre dépasse une trentaine, ce sont des êtres à un flagellum dont on ne connaît ni la veille, ni le lendemain.

Dans ces conditions, personne ne s'étonnera que nous conservions le genre *Pseudospora;* nous le donnerons avec la diagnose suivante.

Pseudospora Cnk.

Corps sphérique absorbant par toute la surface les aliments à son intérieur. Les zoospores à un cil se forment superficiellement par épuration du protoplasma : la division est simultanée. Les kystes possèdent plusieurs membranes emboîtées; après un long temps de repos, ils se résolvent en nouvelles zoospores semblables aux premières.

(1) *Manual of the Infusoria*, p. 304.
(2) Page 236-237.
(3) Saville-Kent, *loc. cit.*, p. 233.

Pseudospora Nitellarum Cnk.

Type du genre.

Habite à l'intérieur des cellules de *Nitella*, de *Cladophora* et d'un grand nombre de Conjuguées.

Pseudospora parasitica Cnk.

Cette espèce ressemble beaucoup à la précédente, elle en diffère surtout par la forme allongée des zoospores. De plus celles-ci possèdent, d'après M. Cienkowski, un noyau et une vacuole contractile.

Ainsi que l'a pensé M. Saville-Kent, le *Pseudospora Volvocis* doit être séparé des deux espèces précédentes. Ayant conservé pour ces dernières le genre *Pseudospora*, nous nous trouvons obligé de créer un nouveau genre. Nous le dédions à notre ami M. Barbet — déjà connu par plusieurs découvertes intéressantes — sous le nom de *Barbetia*, avec la diagnose suivante.

Barbetia nov. gen.

Organismes ovales à extrémité antérieure munie de deux longs flagellums d'égale longueur : noyau et vésicules contractiles visibles; introduction des aliments s'effectuant par toute la surface du corps; pendant la locomotion, une partie du plasma peut émettre des pseudopodes sans que les deux flagellums disparaissent.

Les kystes sont sphériques, ils présentent plusieurs membranes emboîtées.

Genre BARBETIA

Pseudospora Volvocis Cnk.

Type du genre. Parasite sur le *Volvox globator*.

Nous ferons remarquer que cette espèce n'est pas exclusi-

vement parasite des Volvox; du moins nous avons rencontré une forme ne paraissant pas différer spécifiquement à l'intérieur des cellules d'un *Spirogyra*.

Il nous reste encore à classer le *Monas amyli* Cnk., que M. Saville-Kent place dans le genre *Heteromita* Dujard. Le *Monas amyli* n'est pas un *Monas*, cela est certain, mais ce n'est pas davantage un *Heteromita*.

La chose vaut la peine d'être discutée. Dans les *Heteromita* S. K., les flagellums sont au nombre de deux, l'un antérieur, *tractellum*, locomoteur et vibratile; le postérieur, *gubernaculum*, est traîné ordinairement à l'arrière ou adhérent; or le *Monas amyli* a des zoospores allongées fusiformes, qui possèdent à l'*avant* deux longs cils; le mouvement ressemble à celui d'une anguillule. Les *Heteromita* au contraire se meuvent à la façon des zoospores d'un Champignon, le *Peronospora*.

On a décrit dans l'*Heteromita lens* Muller des macrospores et des microspores; le *Monas amyli* n'a qu'une espèce de spores.

Dans l'*Heteromita uncinata* S. K., le contenu d'un sporange se divise en 2, 4, 8 et finalement en un nombre considérable de microspores, qui s'échappent par rupture des parois.

Dans le *Monas amyli*, la formation des zoospores est superficielle et simultanée.

Nous en arrivons forcément à cette conclusion : si les descriptions des auteurs sont exactes, et nous avons lieu de le croire, le *Monas amyli* doit former un nouveau genre.

Nous le dédions à un ami d'école normale primaire, M. J. Soret, sous le nom de *Soretia*.

Genre SORETIA

Monas amyli Cnk. — **Protomonas amyli** Hæck. (1).

Les sporanges sont sphériques, recouverts d'une fine mem-

(1) Le *Protomonas Huxleyi* Hæck. ne peut être réuni à cette espèce : ses zoospores n'ont qu'un cil et ne se fusionnent pas.

brane. Le contenu est incolore et le protoplasma se divise superficiellement autour d'un résidu en zoospores à deux flagellums : ces flagellums sont placés à l'avant. Les zoospores se meuvent à la façon des anguillules; plus tard, elles prennent la forme Actinophrys; elles émettent par toute leur surface de fins pseudopodes. La réunion de plusieurs zoospores en plasmode est fréquente. Pour la nutrition, une seule zoospore ou bien un plasmode entoure un grain d'amidon, le digère et se transforme en sporange.

Les kystes possèdent une paroi externe très épaisse, à l'intérieur de laquelle se trouvent des éminences épineuses. Le protoplasma s'est condensé en abandonnant sur le côté les résidus de la digestion; il est recouvert directement par une seconde membrane.

Le *Soretia amyli* se rencontre dans les cellules de *Nitella*.

Comme nous l'avons fait remarquer déjà, c'est dans ce groupe des Monadinées zoosporées que l'on doit placer le genre *Minutularia destruens* (*Chytridium destruens* Now.). Il se rapproche par ses zoospores à un flagellum du genre *Pseudospora*, mais son genre d'enkystement n'est pas connu. On pourra nous reprocher la création de ces nouveaux genres; cependant cette nécessité s'imposait.

En effet, qu'avons-nous dit ?

Le genre *Pseudospora* ne peut être fondu dans le genre *Monas;* si l'on compare le développement du *Monas Dallingeri*, le seul assez bien connu, avec celui du *Pseudospora Nitellarum*, on trouve des différences considérables : il faut conserver le genre *Pseudospora*.

Le *Pseudospora Volvocis* possède des zoospores à deux flagellums ; le nombre des flagellums correspond à une différence générique. Cette espèce constituera le genre *Barbetia*.

Le *Monas amyli* n'est point un *Monas;* ses zoospores ont deux flagellums; ce n'est point un *Heteromita;* les flagellums sont disposés d'une manière différente ; il n'y a qu'une seule espèce de spores qui peuvent se réunir en plasmodes. Ce sera le genre *Soretia*.

Le *Chytridium destruens*, par son mode de nutrition, par ses zoospores munies d'un flagellum à l'avant, ne peut être conservé dans les Chytridinées; il rentre dans les Monadinées : il formera, en attendant de nouvelles recherches à son sujet, le genre *Minutularia destruens*.

Ainsi disparaissent les rapprochements non justifiés que l'on avait faits jusqu'ici; il devient possible maintenant de placer les genres *Pseudospora*, *Minutularia* près du genre *Monas*, à la base des Flagellates à un cil et les genres *Soretia*, *Barbetia* près du genre *Heteromita*, à la base des Flagellates à deux cils.

Ainsi les Monadinées zoosporées ne forment point un îlot bien délimité. C'est un ensemble de formes qui se nourrissent en introduisant par leur surface des aliments à leur intérieur, qui les y digèrent et forment leurs zoospores autour des résidus de la digestion. Ces zoospores ont un ou plusieurs flagellums ; elles peuvent se diviser, se conjuguer, former des plasmodes. Sous l'influence de circonstances défavorables, elles s'enkystent. Elles se relient insensiblement aux Flagellates plus élevés en organisation.

Tous les êtres que nous venons d'étudier dans ces trois chapitres doivent être classés dans le règne animal ; la présence de la cellulose chez les *Vampyrella* et les *Pseudospora* est remarquable, mais elle ne peut seule contre-balancer les caractères tirés du mode de nutrition, du mode de locomotion, du mode de reproduction et du mode d'enkystement ; la cellulose peut d'ailleurs être fabriquée par du protoplasma animal; chacun sait que le manteau des Tuniciers est composé d'une masse fondamentale de cellulose. Nous ferons une autre remarque ; aucun Champignon, à notre connaissance, n'est capable de digérer directement l'amidon ; or nous avons vu que les *Vampyrella*, les *Nuclearia*, les *Heterophrys*, les *Actinophrys*, les *Pseudospora* dont les aliments contiennent un grand nombre de grains d'amidon ne laissent cependant comme résidus que des masses rougeâtres informes; l'amidon a donc été attaqué et digéré. La teinte bleue que peuvent

prendre ces résidus sous l'influence de l'iode montre que la digestion n'a pas toujours été complète.

Si M. Klein avait été conduit à placer sa famille des Hydromyxacées dans les Champignons, cela tient essentiellement à l'idée que l'on se faisait du mode de nutrition des Chytridinées. On croyait qu'un *Chytridium* pouvait absorber le contenu d'une cellule à la façon d'une Vampyrelle.

M. Nowakowski était tombé dans cette erreur avec le *Chytridium destruens.*

Le mode de nutrition est cependant bien différent ; jamais dans aucun *Chytridium* les éléments ne sont introduits tels quels à l'intérieur du protoplasma : les résidus sont toujours extérieurs.

Cette question est d'ailleurs traitée avec détails dans la deuxième partie.

La principale raison que l'on avait de placer dans le règne végétal les genres réunis un moment sous le nom d'*Hydromyxacées* ou de *Vampyrellées*, n'a donc aucune valeur.

Il peut être intéressant, avant d'aborder la deuxième partie, et en vue de l'enchaînement des formes, de jeter un coup d'œil sur la description du *Bursulla crystallina* (1). Les sporanges pédicellés que M. Sorokine a rencontrés à la surface du fumier de cheval, ressemblent d'une manière frappante aux sporanges de la *Vampyrella pedata* ou de la *Vampyrella inermis*. Le protoplasma est rose. Le contenu du sporange se divise en 8 zoospores qui ressemblent également à celles des Vampyrelles ; elles consistent en portions de protoplasma rose sans nucléus ; à l'intérieur on distingue des vacuoles et des granules de grosseur différente, les pseudopodes s'allongent souvent beaucoup.

Ces zoospores se conjugent, formant des plasmodes desquels proviennent de nouveaux sporanges pédicellés.

A une basse température (— 15° à — 22° R.), il s'est pro-

(1) N. Sorokine, *Bursulla crystallina*, nouveau genre de Myxomycètes (*Annales des sciences naturelles*, t. III, n° 1, p. 40, et n° 2, pl. VIII).

duit une seconde espèce de sporange; le protoplasma, au lieu de se diviser en monères, produit des masses nucléées, des *amibes*.

De la conjugaison d'une amibe et d'une Monère résulte un kyste sphérique, à membrane très épaisse, dans lequel on distingue encore le nucléus. Ce kyste se développe au printemps en sporange.

M. Sorokine ne parle malheureusement pas du mode de nutrition, mais comme il ne signale aucun résidu soit dans les sporanges, soit dans les kystes, on est en droit de préjuger que la digestion des matières nutritives s'effectue à la surface; ainsi se trouveraient franchis les premiers pas dans la direction végétale vers les Myxomycètes.

La nutrition, envisagée d'une manière générale chez les Myxomycètes, ne peut infirmer en rien ce que nous avons avancé (1).

Le fait de voir sortir intacts du myxamibe ou du plasmode, de l'amidon, des cellules végétales (Bactéries, Levures, etc.) montre qu'il n'y a aucun choix dans les substances englobées; elles ne le sont même probablement que par suite des mouvements effectués par le protoplasma.

En tout cas, il y aurait un grand intérêt à posséder sur la nutrition des Myxomycètes des notions exactes; c'est par là que l'on arrivera à fixer définitivement leur place dans la classification.

(1) Consultez Van Tieghem, *Traité de Botanique*, p. 994.

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE I.

Les Chytridinées.

Le mode de nutrition des êtres qui viennent d'être étudiés nous a permis de les placer dans les Protozoaires.

La famille des Chytridinées va nous ménager une transition dans la direction végétale.

M. Klein (1) avait considéré cette famille comme s'étant détachée à la hauteur du *Monas amyli* (*Soretia amyli*), qu'il plaçait dans le règne végétal.

M. Van Tieghem (2) reconnaît les affinités des êtres qu'il comprend sous le nom de Vampyrellées, avec les Chytridinées exogènes.

M. De Bary (3) pense que dans le cas où toute la famille des Chytridinées se trouverait sur la même ligne d'évolution, on pourrait la considérer comme un rameau détaché soit des Mucorinées, soit des Ancylistées, et se simplifiant de plus en plus jusqu'aux Synchytriées : *Rozella, Woronina.*

Il est encore possible, dit-il, de diviser cette famille en deux : d'une part les Olpidiées et les Synchytriées, qui descendraient des Protococcacées; d'autre part, les Rhizidiées et les Cladochytriées dérivant des Mucorinées ou des Ancylistées.

Nous allons essayer de montrer que la famille des Chytridinées se relie intimement aux Flagellates, que nous avons

(1) *Vampyrella* (*Bot. Centralblatt*, 1882).
(2) *Traité de Botanique*, p. 1006.
(3) *Morphologie und Biologie der Pilze*, p. 182-183.

étudiés dans la première partie : *Pseudospora Nitellarum*, *Soretia amyli*, etc.

La découverte d'un genre nouveau de Chytridinées vivant à l'intérieur des Rhizopodes et des Flagellates vient combler une partie des lacunes qui existaient encore.

Sphærita gen. nov.

Pl. XII, fig. 14-36.

Ce parasite s'est rencontré (1) en grande abondance dans les cultures de deux Rhizopodes étudiés précédemment, la *Nuclearia simplex* et l'*Heterophrys dispersa*.

Il se présente à l'intérieur de ces Rhizopodes sous forme de grosses masses souvent sphériques, quelquefois plus ou moins allongées, qui à maturité ressemblent bien à une mûre.

Elles sont à ce moment constituées par une grande quantité de corpuscules réfringents qui proviennent d'une division simultanée du protoplasma des sphères; ces zoospores sont mises en liberté par rupture de la paroi de l'hôte; elles sont encore englobées dans du mucus qui se dissout dans l'eau et les met en liberté. Elles ont 1,5 μ environ; leur protoplasma est très réfringent, leur forme légèrement allongée; elles possèdent, *placé à l'avant*, un long cil qui se recourbe fortement. Leur mouvement est très vif, saccadé, et même consiste quelquefois en une simple rotation sur place.

Mais le Rhizopode éclate fréquemment avant la complète maturité des sporanges; les zoospores se dispersent dans ce cas après dissolution du mucus, sans manifester aucun mouvement; nous avons observé plusieurs fois l'ingestion de ces zoospores immobiles par des *Nuclearia;* il paraît probable que, dans ces conditions, elles sont susceptibles quand même de développement.

On peut profiter de la facilité avec laquelle les *Nuclearia*

(1) Sur un genre nouveau de Chytridinées, parasite des Rhizopodes et des Flagellates (*Bulletin de la Société botanique de France*, séance du vendredi 30 avril 1886).

éclatent dans l'eau de la préparation pour suivre le développement des zoospores en nouveaux sporanges.

Ce sont d'abord de petites vésicules à contenu très clair, et qui présentent souvent dans une partie de la surface un liséré de granules; il peut y en avoir cinq ou six, mais le plus souvent on n'en rencontre qu'une ou deux. Il peut arriver qu'elles soient expulsées au dehors en cet état; nous avons vu des *Nuclearia* les entourer de leurs pseudopodes, les attirer fortement à la surface de leur corps, sans parvenir à les introduire intactes; la pression produite les faisait toujours rompre.

Continuons de suivre le développement; les vésicules augmentent de volume; leur protoplasma s'épaissit et devient complètement réfringent; il se divise enfin simultanément en nouvelles zoospores.

C'est bien là le développement d'une Chytridinée; l'absence de tout résidu à l'intérieur du sporange exclut l'idée d'une Monade parasite.

La présence du parasite ne gêne que médiocrement les Rhizopodes, qui peuvent même continuer à se diviser, si toutefois les germes endogènes sont encore à l'état de simples vésicules; plus tard ils constituent un obstacle sérieux à la division, ce qui explique la taille démesurée qu'atteignent certains individus attaqués.

Nous avons aussi assisté à la conjugaison de deux *Nuclearia*, l'une possédant deux germes endogènes très gros, mais non encore divisés en corpuscules réfringents.

Si l'on fait éclater les Rhizopodes au moyen de l'éther anhydre, par exemple, on peut souvent trouver le noyau au milieu des débris, plus ou moins altéré, mais encore facilement reconnaissable; il est donc complètement étranger aux formations en question.

La quantité des zoospores produites dans nos cultures a été immense; pour ne compter que celles qui ont passé sous nos yeux, nous avons fait pendant plusieurs mois, chaque jour, six ou sept préparations en moyenne; dans chacune se trouvaient une quarantaine de *Nuclearia;* le tiers environ conte-

nait deux ou trois sporanges par individu. Admettons cent cinquante zoospores en moyenne par sporange, et l'on arrive à un total énorme pour l'ensemble, si l'on songe à tout ce qui est passé inaperçu.

Les mêmes observations s'appliquent exactement à l'*Heterophrys dispersa*. On ne peut songer un seul instant à voir dans ces zoospores les corpuscules reproducteurs des Rhizopodes en présence de pareils résultats.

Il est bon cependant de grouper les raisons qui prouvent le parasitisme :

1° Le développement de ces formations si caractéristique d'une Chytridinée ;

2° Le nombre variable de ces germes endogènes, leur état de développement différent dans le même Rhizopode, et surtout leur complète indépendance à l'égard du noyau ;

3° La grande difficulté que l'on éprouve à les colorer au moyen des réactifs. Le picro-carmin leur donne lentement une couleur jaunâtre, tandis que sous l'influence de ce même réactif, les noyaux des Protozoaires en général se colorent vite et fortement;

4° La forme des zoospores, leurs mouvements saccadés ;

5° L'ingestion de ces zoospores par les Rhizopodes;

6° L'ensemble du développement bien connu du genre *Nuclearia* et du genre *Heterophrys*, qui ne semble pas devoir comporter un tel mode de reproduction.

Des raisons d'un autre genre viennent confirmer d'une manière définitive le parasitisme de ces germes endogènes.

Chez l'*Euglena viridis*, on trouve en effet des productions en tout semblables à celles qui viennent d'être décrites. Stein (1) s'en est particulièrement occupé; d'après lui, ce serait un mode de reproduction; le noyau subirait un accroissement anormal, et finalement se fragmenterait en un nombre considérable de petits corpuscules monadiformes, devant par la suite reproduire de nouvelles Euglènes.

(1) *Infusionsthiere* (*Abtheilung*, III, 1878).

Ces faits ont été admis par Carter et Saville-Kent (1).

Le doute était resté, malgré tout, dans l'esprit de quelques zoologistes, et pour montrer l'état de la question, nous croyons utile de reproduire le passage suivant d'un traité récent de zoologie (2) :

« Il est enfin pour ces êtres (Euglènes) un troisième mode de reproduction, qui a pour nous plus d'intérêt que les deux précédents ; ce n'est pas toutefois sans réserve que je le décrirai, quelque bien observé qu'il paraisse être.

« L'*Euglena* se contracte plus ou moins, prend une forme ovoïde, le flagellum tombe, l'animal devient immobile. Son noyau augmente de taille pour former un corps allongé, désigné sous le nom de corps embryonnaire.

« Dans quelques cas, on voit le noyau se subdiviser en deux, quatre ou même huit corps embryonnaires semblables. Puis le corps embryonnaire se subdivise et finit par se montrer constitué par un très grand nombre de petites cellules juxtaposées; plus tard, ces cellules sont mises en liberté par déchirure du corps de l'animal mère; on les voit sortir sous la forme de masses semi-lunaires, munies d'un petit flagellum; elles grandissent et se changent en autant d'Euglènes.

« Dans certains cas, à côté d'un corps embryonnaire renfermant un grand nombre de cellules, on voit d'autres corps semblables qui ne sont probablement que des corps embryonnaires arrêtés dans leur développement; il est très probable que ces corps embryonnaires sont produits par la segmentation des premiers.

« On a supposé, mais cela n'est du reste pas démontré, que cette formation des corps embryonnaires serait précédée d'un véritable acte sexuel, soit conjugaison passagère, comme celle

(1) *Manual of the Infusoria*, London, 1880-1881, p. 98. « Dans le genre *Euglena* et les genres alliés, la production d'embryons par l'accroissement du noyau et sa division a été complètement démontrée par Stein et Carter et confirmée également par les observations de l'auteur. »

(2) J.-L. de Lanessan, *Traité de Zoologie*, *Protozoaires*, p. 189-190.

des Infusoires ciliés, soit fusion complète d'un animal avec un autre. »

Plus récemment, M. Klebs (1) fait remarquer que le mode de reproduction ainsi décrit pour l'Euglène doit être attribué au développement d'une Chytridinée; il ignore si elle doit être rapportée à un *Chytridium* ou à un *Synchytrium*.

Nous n'avons eu connaissance de cette observation qu'à la fin du mois d'avril dernier, alors que nous avions terminé; mais nous sommes heureux d'être arrivé séparément aux mêmes conclusions, alors que tout ce que nous avions vu tendait à faire regarder ce mode de reproduction comme bien établi. Stein (2), en effet, représente tous les passages d'un noyau à un sporange, et marque souvent à l'intérieur de celui-ci un nucléole; il fallait faire table rase de toutes ces observations, mais ce n'était pas sans quelques incertitudes et beaucoup d'appréhensions.

L'importance de la question exige encore quelques détails.

La sortie des zoospores du *Sphærita* entraîne la mort immédiate de l'Euglène et celle des autres sporanges du parasite moins avancés, s'il s'en trouve.

Les zoospores proviennent de la division simultanée du protoplasma des sporanges; ceux-ci peuvent être rencontrés à divers états dans la même Euglène.

A la maturité des sporanges, la paroi de l'Euglène se rompt et livre passage aux zoospores; celles-ci sont complètement réfringentes au début; la différenciation, en partie aqueuse et noyau, s'est produite quelquefois au bout de quelques minutes; elles ont 1,5 μ; leur extrémité antérieure est munie d'un long cil fortement recourbé. Il y a dans leur mouvement des alternances de haltes, de redoublement de vitesse à un plus haut degré encore que chez les zoospores des Chytridinées du genre *Chytridium* ou *Rhizidium*.

(1) *Ueber die Organisation einiger Flagellaten-Gruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien Mit Tafel* II et III (*Untersuchen aus dem Botanischen Institut zu Tübingen, herausgegeben*, von Dr Pfeffer, p. 285).

(2) *Loc. cit.*, Tafel XX et XXI.

Il est impossible d'en suivre une quelque temps en particulier, mais nous leur avons nettement reconnu une tendance à la fixation. Nous avons rencontré nombre de fois des Euglènes encore vivantes et ne pouvant se débarrasser de ces zoospores fixées à leur surface ; il y avait une adhérence pareille à celle du *Chytridium subangulosum* par exemple, pour les Oscillaires.

La pénétration directe à l'intérieur n'a pu être suivie, mais elle est certaine.

Les kystes de cette Chytridinée sont très rares ; ils sont de la même grosseur que les sporanges ; leur paroi est lisse et assez épaisse, le protoplasma intérieur légèrement jaunâtre et grossièrement granuleux ; le nombre de ceux que nous avons rencontrés était trop restreint pour que nous ayons pu songer à en obtenir le développement.

Les Euglènes qui renferment ce parasite présentent des altérations nombreuses ; il reste peu ou point de chlorophylle ; les grains de paramylon peuvent manquer, des résidus rougeâtres les remplacent ; la forme du corps est devenue fréquemment irrégulière, surtout lorsqu'il y a plusieurs de ces parasites.

Peut-on poser comme objection à l'idée du parasitisme que les Euglènes conservent quelquefois leurs mouvements ? Mais une Closterie dont tout l'intérieur est envahi par l'*Ancylistes* marche encore ; une Saprolégniée attaquée par un *Olpidiopsis* ou un *Rozella* n'en éprouve que des déformations sans que sa végétation soit arrêtée, et on pourrait multiplier les exemples.

Le résultat est le même dans tous les cas ; après une lutte plus ou moins longue, l'épuisement arrive.

Dans la théorie de Stein, on suppose que les corpuscules monadiformes deviennent des Euglènes ; qui a vu s'opérer des changements aussi remarquables ? Qui a même été assez heureux pour observer quelques intermédiaires ?

Il nous est arrivé d'obtenir des récoltes presque pures ; le moyen à employer est d'ailleurs des plus commodes ; il con-

siste à profiter de la forte tendance qu'ont les Euglènes pour la lumière.

Dans ces conditions, malgré les milliers de zoospores mises en liberté chaque jour, le nombre des Euglènes, au lieu d'augmenter, diminuait rapidement. Jamais nous n'avons rencontré un seul stade intermédiaire. L'enkystement des Euglènes venait seul mettre un terme aux ravages occasionnés par le parasite.

Si nous sommes entré dans ces détails, c'est que la question en valait la peine.

Stein a signalé la présence des germes endogènes chez un grand nombre d'espèces, parmi lesquelles :

Le *Trachelomonas hispida*,
Le *T. volvocina*,
Le *Phacus pleuronectes*,
L'*Anisonema grande*,
Le *Dinopyxis lævis* Stein,
Le *Glenodinium pulvisculus*,
L'*Heterocapsa triquetra*, etc.

Démontrer le parasitisme pour un cas, c'est le démontrer pour tous les autres et faire disparaître du même coup la *Théorie de la reproduction par division du noyau en corpuscules reproducteurs*.

Nous considérons comme une seule et même espèce tous les germes endogènes, qu'ils vivent sur des Rhizopodes ou des Flagellates; nous proposons de la désigner sous le nom de *Sphærita endogena*.

Ce genre doit occuper la base de la famille des Chytridinées, mais il se rapproche beaucoup des Monadinées zoosporées, du *Minutularia destruens* (*Chytridium destruens*) par exemple; il n'en diffère guère que par le mode de nutrition; les zoospores ont encore le cil inséré à l'avant; mais ce n'est plus un flagellum, c'est un véritable cil fortement recourbé, donnant au mouvement le caractère irrégulier et saccadé, caractéristique des zoospores de Chytridinées. Le sporange du *Sphærita endogena* n'a pas de membrane dans le sens véri-

table du mot : il y a une simple pellicule difficile à mettre en évidence. Elle existe cependant; lorsqu'une *Nuclearia simplex* attire à sa surface les vésicules jeunes du parasite, la pression fait rompre la pellicule et le protoplasma n'étant plus retenu s'éclabousse.

Dans la première partie de ce travail, nous avons cherché à établir la classification des êtres étudiés, suivant leurs affinités directes; nous continuerons de le faire pour les genres de la famille des Chytridinées, sans nous dissimuler les difficultés du sujet. S'il devenait prouvé que nous ayons fait fausse route, cela ne pourrait rien enlever à la valeur des quelques faits positifs que nous avons à distribuer çà et là dans cette partie de la science.

Au-dessus du genre *Sphærita* nous placerons immédiatement les genres *Olpidium* et *Olpidiopsis;* les zoospores s'y comportent au début d'une manière identique; elles pénètrent à travers la paroi de l'hôte et s'établissent dans le plasma de la cellule nourricière où elles absorbent par leur surface entière les matières nutritives. La présence d'une membrane de cellulose au moment de la fructification entraîne un perfectionnement nécessaire : la formation d'un long cou qui, perçant la membrane de la cellule nourricière, permet l'émission des zoospores dans le milieu extérieur. Ce résultat, on se le rappelle, était atteint d'une autre façon dans le genre *Pseudospora;* les zoospores sortaient au travers, soit de la mince pellicule du sporange, soit des membranes épaisses des kystes.

Genre OLPIDIUM A. Br.

Cellule globuleuse ou elliptique, *sans aucun filament radiculaire*, parasite à l'*intérieur* des cellules de la plante hospitalière; émission des zoospores au dehors par un ou plusieurs cous tubuleux plus ou moins longs.

Kystes (*Chytridium brassicæ* Wor.), à paroi épaisse, mamelonnée et à contenu renfermant une grosse goutte d'huile.

Nous aurons à faire rentrer dans ce genre plusieurs espèces décrites sous le nom de *Chytridium;* cela tient à la confusion qui a régné jusqu'ici sur la valeur des divers genres de la famille et aussi à la difficulté que l'on éprouve à suivre le développement de ces êtres.

Chytridium Brassicæ Wor.

Le *Chytridium Brassicæ* (1) a tous les caractères d'un *Olpidium*. Il a été rencontré par M. Woronine à l'intérieur des cellules d'un *Brassica;* son sporange est sphérique, muni d'un cou très long; les zoospores sont arrondies et traînent à l'arrière un long cil.

Les kystes, que l'auteur pense devoir résulter de la conjugaison de deux zoospores renferment un protoplasma granuleux au milieu duquel se trouve une grosse goutte d'huile.

Olpidium simulans De By et Wor.

Cette espèce (2) se rencontre à l'intérieur des cellules épidermiques des feuilles du *Taraxacum*. Les sporanges sont isolés ou groupés; leur forme est oblongue, leur diamètre deux ou trois fois plus long que large; ils sont quelquefois comprimés et toujours munis de courtes proéminences perforant la membrane des cellules du *Taraxacum*.

Olpidium endogenum (3) A Br., 1855. — **Olpidium intestinum** (4) A. Br., 1856.

Sporanges globuleux comprimés, souvent groupés, cous très longs, munis à l'endroit de la perforation d'une dilatation et d'un rétrécissement.

(1) Woronine, *Jahrbücher für Wiss. Botanik*, XI, p. 557, 1878.

(2) A. de Bary et M. Woronine, *Beitrag z. Kenntniss d. Chytridieen* (*Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg*, Bd III, 1863.

(3) *Ueber Chytridium*, etc.

(4) *Auszug aus*, etc.

On le rencontre surtout à l'intérieur des Closteries, mais il attaquerait également un grand nombre d'autres Algues (*Tetmemorus*, *Penium*, *Cosmarium*) (1).

L'*Olpidium intestinum* serait encore parasite du *Spirogyra majuscula* (2) et même des Anguillules (3).

Nous ferons remarquer que ce parasite a dû être confondu plusieurs fois avec une des phases de l'*Ancylistes Closterii* (4).

La même erreur pourrait être causée par le *Catenaria Anguillulæ* Sorok, qui, comme nous l'avons fait voir (5), ressemble parfois à un véritable *Olpidium*.

Olpidium entophytum (6) A. Br.

Pl. XIV, fig. 11.

Sporanges sphériques, ordinairement plus petits que ceux du précédent. Les cous sont tantôt allongés, exceptionnellement au nombre de deux par sporange.

(1) De Brebisson (*Liste des Desmidiées observées en Basse-Normandie*, 1857, p. 150) : « *Closterium Lunula* (Muller) Ehrb. Ce *Closterium* m'a présenté un fait assez curieux que j'ai retrouvé dans d'autres Desmidiées. On aperçoit quelquefois, dans des individus morts et dont l'endochrome commence à se décomposer, naître à l'intérieur de la carapace des vésicules globuleuses qui émettent un filament flexueux qui perce l'enveloppe et s'allonge au dehors. J'ai remarqué le même parasite dans les *Cosmarium tetraophtalmum*, *Penium lamellosum*, *Tetmemorus granulatus* et quelques autres Closteries. C'est une enveloppe de ce genre, rayonnant des filaments de ce parasite, qui a donné lieu au *Polysolenia Closterium* de M. Ehrenberg, placé parmi les Desmidiées, par M. Kützing, dans son *Species Algarum*, p. 169. Ces filaments ne seraient-ils point le *Chytridium endogenum* dont parle M. A. Braun dans ses *Algarum unicellularium genera nova*, p. 69, note 3? »

Ce sont des formations parasitaires analogues qui avaient conduit M. Archer à décrire une formation de zoosporés dans la famille des Desmidiées (voy. *Proceedings of the Natural History Society of Dublin*, 1859-1860, vol. III part. 1, p. 21, pl. I).

(2) Rabenhorst, *Flora Europeæ Algarum dulcis et submarinæ*, classis III, p. 283.

(3) Sorokine, *Ann. des sc. nat*, 6e série, t. IV, n° 1, p. 63.

(4) Voy. plus loin la description de ce genre.

(5) *Note sur le* Catenaria anguillulæ Sorok. (*Bulletin de la Société linnéenne de Normandie*, 4e série, vol. IX, 1885, p. 133).

(6) A. Braun, *Auszug aus*, etc., p. 589.

Cette espèce habite à l'intérieur des cellules des *Vaucheria* et aussi des *Spirogyra*.

Nous l'avons rencontrée sur un *Vaucheria* au printemps de l'année 1885 sans pouvoir observer la sortie des sporanges.

Ici doit être close la liste des espèces que l'on peut admettre actuellement dans ce genre.

Nous avons démontré (1) que le *Chytridium* (*Olpidium*) *zootocum* A. Br. devait être placé dans la famille des Ancylistées (*Catenaria Anguillulæ* Sorok.).

Le *Chytridium* (*Olpidium*) *apiculatum* (2) A. Br. n'est certainement pas un *Olpidium;* il suffit pour en être convaincu de constater la pénétration incomplète de la zoospore à l'intérieur du *Gloeococcus*, la présence *dès le début* d'un court prolongement extérieur à l'Algue. C'est bien là le premier état du développement d'un *Rhizidium* tel que nous l'avons reconnu pour le *R. Schenkii*.

On serait tenté de ranger dans le genre *Olpidium*, le *Chytridium gregarium* et le *Chytridium macrosporum* de M. Nowakowski (3); mais il faut apporter ici une grande réserve. Ces deux espèces se trouvent à l'intérieur des œufs de Rotifères, et précisément avec le même habitat, nous avons étudié un parasite ressemblant singulièrement au *Chytridium gregarium* Now. avec cette différence que nous pouvions remarquer la présence de filaments absorbants; les zoospores avaient 4 μ, et un long cil qu'elles traînaient à l'arrière; on ne remarquait pas de noyau oléagineux, mais sur le côté une partie un peu plus réfringente que le reste. Nous l'avons considéré, peut-être à tort, comme une forme du *Catenaria anguillulæ* Sorok.

M. Nowakowski seul pourrait résoudre la difficulté en ce qui concerne les deux espèces qu'il a créées.

(1) *Loc. cit.*, p. 126.

(2) *Ueber Chytridium* (*Abhandl. der Berliner Akademie*, 1856), Tafel V, fig. 5 à 20).

(3) *Beitrag z. Kenntniss d. Chytridiaceen* (*Cohn's Beitr. z. Biolog.*, II, 1876).

Genre OLPIDIOPSIS Cornu.

La création de ce genre est due à M. Max. Cornu, qui l'établit pour des formes habitant les cellules des Saprolégniées et dont il reconnut le premier et démontra le parasitisme (1). Voici la diagnose la plus récente, donnée par M. A. Fischer (2) :

« Plasmodium rond ou elliptique vivant à l'intérieur des filaments élargis des Saprolégniées. Les organes de reproduction consistent en sporanges à parois lisses qui déversent leurs zoospores au dehors par un cou ; les zoospores ont *deux cils*, leur diamètre est de 4 μ en longueur et de 2 μ seulement en largeur. Il y a des kystes de même forme que les sporanges ; ces kystes sont munis d'épines et leur développement ne diffère en rien de ceux-ci : ils donnent par germination de nouvelles zoospores :

« 1° Sporanges et kystes ronds ou faiblement elliptiques (*Olpidiopsis Saprolegniæ*).

« 2° Sporanges et kystes fortement elliptiques fusiformes (*Olpidiopsis fusiformis*). »

Nous renvoyons pour l'étude détaillée de ces espèces aux travaux de MM. Max. Cornu et A. Fischer. Le premier de ces savants a décrit, dans l'*Olpidiopsis fusiformis* en particulier, une cellule placée près des kystes et qui paraîtrait devoir être regardée comme jouant le rôle d'élément mâle : il la désigne sous le nom de *cellule adjacente*.

Comme on le voit, d'après les descriptions, et comme le nom l'indique, le genre *Olpidiopsis* est très voisin du genre *Olpidium*, peut-être devrait-on même les réunir. Mais il sera toujours temps d'en arriver à cette conclusion, si de nouvelles études viennent faire disparaître la seule différence que l'on

(1) Maxime Cornu, *Monographie des Saprolégniées* (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, XVI, 1872).

(2) *Untersuchungen über die Parasiten der Saprolegnieen* (*Pringsheim's Jahrb.*, Bd XIV).

puisse actuellement faire : dans l'*Olpidium Brassicæ* (1878), M. Woronine ne signale, pour les zoospores, qu'un cil placé à l'arrière ; M. Maxime Cornu n'en avait signalé qu'un également pour celles des *Olpidiopsis*. Mais en 1880, M. A. Fischer en représente deux pour ces dernières auxquelles il attribue d'ailleurs une forme toute différente. La question n'est pas résolue ; nous avions entrepris dans un but de vérification quelques recherches à ce sujet ; mais peu familiarisé alors avec les modes de cultures, nous n'avons jamais pu réussir à observer une seule zoospore en bon état. La seule chose que nous ayons à signaler est celle-ci. Dans la description de M. A. Fischer, nous ne trouvons pas mentionnée la présence dans quelques cas de plusieurs cous par sporange ; cependant M. Pringsheim en avait vu deux, M. Nægeli aussi, M. Max. Cornu constate que le fait est peu fréquent. Or, dans une espèce qui s'était développée avec une grande vigueur sur un *Dictyuchus* et un *Pythium* — l'*Olpidiopsis Saprolegniæ*, si l'on s'en rapporte à la forme sphérique du corps, — nous avons vu des sporanges émettre deux, trois et même quatre cous fort longs ; il est naturel d'attribuer cela à la vigueur de la végétation.

L'*Olpidium entophytum* peut également présenter plusieurs cous par sporange.

Nous avons donné dernièrement (1) les caractères d'une nouvelle espèce de Chytridinée, le *Chytridium helioformis* sp. nov., qui forme la transition entre les *Olpidium* et les *Chytridium*.

Cette espèce habite à l'intérieur des *Nitella*, des *Vaucheria* ; on peut l'obtenir également sur les *Chara*.

Les sporanges peuvent atteindre 20 μ en diamètre : leur dimension habituelle est de 10 à 12 μ ; ils sont sphériques. Le système nourricier est formé par six ou sept troncs radiculaires, simples ou peu ramifiés, qui partent de points différents de la surface comme des rayons ; leur contenu est hyalin ;

(1) Note sur un *Chytridium* endogène (*Bulletin de la Société botanique de France*, séance du 23 juillet dernier).

aussi, pour les apercevoir, faut-il les conditions particulièrement favorables d'observation que présentent les Nitelles. Nous ne serions point surpris que cette espèce ait été jusqu'ici confondue avec l'*Opidium entophytum*.

A maturité, les sporanges envoient un prolongement tubuleux qui va percer la paroi de la cellule; dans ce cou, le protoplasma reste homogène; dans le sporange, il présente de nombreux globules se colorant fortement en noir par l'acide osmique; ce sont les futurs noyaux réfringents des zoospores. Celles-ci s'individualisent bientôt et sortent l'une après l'autre, s'entraînant réciproquement; elles ont 3 μ; le cil est fort long et traîné à l'arrière. Le mouvement consiste en une série de rotations sans secousses; parfois il est saccadé, mais cela tient aux arrêts que fait la zoospore. Outre le globule réfringent, on distingue dans certains cas un second noyau qui pourrait bien exister également dans toutes les espèces.

Les zoospores se fixent en grand nombre sur les Nitelles : la pénétration à l'intérieur a lieu rapidement; au bout de dix à quinze minutes, on voit déjà paraître, au côté interne de la paroi, une petite sphérule homogène dans laquelle passe peu à peu toute la substance de la zoospore, le noyau en dernier lieu; il ne reste à l'extérieur qu'une mince enveloppe. Arrivé ainsi dans la cellule hospitalière, le *Chytridium* multiplie ses globules oléagineux; le protoplasma reste longtemps clair, ce n'est que pour la fructification qu'il s'épaissit, mais dès le début on voit se former les troncs radiculaires chargés de la nutrition.

Nous avons pu suivre le développement d'un grand nombre de kystes; il ne diffère en rien de celui des sporanges, c'est-à-dire qu'il n'y a aucune action sexuelle. Il est facile de les reconnaître; dès la dimension de 5 μ, ils possèdent une forte paroi et leur contenu est déjà aggloméré au centre. Ces kystes atteignent la grosseur des sporanges, possèdent comme eux un plus ou moins grand nombre de radicelles; lorsqu'ils sont mûrs, leur paroi est composée de deux couches, l'externe épaisse; l'interne plus mince. Le protoplasma intérieur est

formé de nombreux granules réfringents sans goutte d'huile distincte.

L'étude de cette espèce nous a permis de faire rentrer dans le genre *Chytridium*, le *Rhizidium Confervæ glomeratæ* de M. Cienkowski (1) qui ne diffère du *Ch. helioformis* que par le nombre moins grand des troncs radiculaires et leur position localisée vers la base du sporange.

Supposons maintenant qu'une zoospore, au lieu de pénétrer à l'intérieur d'une cellule, reste à l'extérieur; pour grossir il lui faudra certainement envoyer à l'intérieur de la cellule des filaments nourriciers; la présence d'un long cou sera alors inutile, il y aura au sporange une simple papille. Cette hypothèse, jointe à ce qui a été dit du *Ch. helioformis*, rend bien compte de la structure du genre *Chytridium* tel que nous le comprenons. La confusion qui existe actuellement au sujet de ce genre est extrême; renfermant au début (2) presque toutes les espèces, il se trouva réduit plus tard à cinq ou six formes, dont le type était le *Chytridium Olla* A. Br., les autres étaient réparties dans les genres *Rhizophydium* Schenk., *Phylyctidium* A. Br., *Olpidium* A. Br. (3)

M. Nowakowski (4) place dans le genre *Chytridium* des espèces endogènes, des espèces exogènes et n'accorde aucune valeur générique à la présence d'un mycélium absorbant.

La diagnose du genre *Chytridium*, telle que nous allons la donner, ne sera sans doute pas adoptée par tout le monde; elle ne peut servir à conserver nombre d'espèces qui devront entrer dans le genre *Rhizidium;* d'autres espèces, placées dans le genre *Rhizophydium* Sch., redeviennent des *Chytridium.*

Nous voulons bien mettre surtout en évidence ce fait, c'est l'incompatibilité qui résulte des deux termes *ampoule externe*, *sporange extérieur* et *absence de filaments radiculaires.*

Nous avons fait à cet égard une observation probante pour

(1) *Rhizidium Confervæ glomeratæ* (*Bot. Zeit.*, 1855, p. 678).
(2) *Ueber Chytridium*, etc.
(3) Rabenhorst, *loc. cit.*
(4) *Beitrag zur Kenntniss der Chytridiaceen.*

un des cas qui paraissent le plus défavorables, celui d'un *Chytridium* sur une Diatomée, une *Pinnularia*. Sans réactif, il était impossible de soupçonner même la présence d'aucun filament interne. Cependant en prolongeant longtemps l'action du picro-carmin, après fixation à l'acide osmique, nous avons mis en évidence les filaments ramifiés du *Chytridium*.

Un autre exemple montrera comment le mode de nutrition est resté longtemps inaperçu; nous l'avons signalé dans une des séances de la Société linnéenne de Normandie (1), et nous avons peu de chose à ajouter à ce que nous en disions alors.

Le *Chytridium subangulosum* A. Br. vit sur les Oscillaires à l'extrémité desquelles on le trouve fixé. Nous avons montré comment se fait la nutrition (2); la zoospore reste extérieure, mais elle envoie dans l'Algue un fort prolongement radiculaire qui digère peu à peu le contenu des articles et atteint souvent une grande longueur.

Le protoplasma se retire ensuite dans l'ampoule extérieure qui grossit rapidement et se sépare du reste par une cloison pour former le sporange; ce sporange est anguleux et possède deux ou trois papilles. Les zoospores ont 3 μ environ; leur noyau est très réfringent et leur cil atteint 6 ou 7 fois la longueur du corps.

Nous n'avons vu aucune paroi au prolongement radiciforme; ce n'est qu'à la base du sporange, à l'extérieur de l'Algue, que l'on peut distinguer une membrane.

Des essais de culture avaient permis d'obtenir le *Chytridium subangulosum* sur plusieurs Oscillaires, mais les essais avaient été infructueux pour le *Lyngbia æstuarii*. Il faut bien se garder toutefois dans de telles circonstances de tirer des conséquences prématurées, car depuis la publication de la note en question, nous avons, dans une récolte de ce même *Lyngbia æstuarii*, retrouvé ce même *Chytridium*. Il n'y avait

(1) *Note sur le* Chytridium subangulosum *A. Br.* (*Bulletin de la Société linéenne de Normandie*, 1885, p. 88).

(2) Nous remercions vivement M. Bornet des excellents conseils qu'il nous a donnés à ce sujet.

pas d'erreur de détermination possible, tout le développement ayant été suivi.

On pouvait compter jusqu'à 6 sporanges à l'extrémité du même filament, tandis que dans les Oscillaires ce nombre ne dépasse pas deux.

La largeur de l'Algue explique aussi pourquoi les filaments radiculaires étaient beaucoup plus courts que dans les Oscillaires.

On peut actuellement comprendre le genre *Chytridium* de la façon suivante.

Genre CHYTRIDIUM A. Br.

Les sporanges sont munis d'un système de radicelles simples ou ramifiées; ces radicelles qui ne présentent aucun renflement particulier, partent soit de la base de l'ampoule, soit de points différents de sa surface. La sortie des zoospores se fait par un pore au sommet du sporange ou d'un cou. Les kystes sont à double membrane; leur développement rappelle celui des sporanges.

1° **Chytridium helioformis** sp. nov.

Sporanges sphériques de 10 à 12 μ possédant six ou sept troncs radiculaires simples ou peu ramifiés; zoospores sphériques, ayant un globule réfringent et un noyau. Dimension des zoospores, 3 μ.

Les kystes sont sphériques : ils ont une double membrane; ils se développent comme les sporanges.

Cette espèce habite à l'intérieur des *Nitella*, des *Chara*, des *Vaucheria*.

Les zoospores sortent par un long cou, ce qui fait ressembler ce parasite à un *Olpidium*.

2° **Chytridium Confervæ glomeratæ** Cnk.

Ce *Chytridium* ressemble beaucoup au précédent; les

zoospores pénètrent de la même façon à l'intérieur de l'Algue nourricière. On peut cependant le distinguer par le nombre moins grand des radicelles, qui d'ailleurs sont localisées vers la base du sporange.

Le mode d'enkystement est inconnu.

3° **Chytridium Mastigotrichis** Norw. (1).

Cette espèce vit sur le *Mastigothrix ærugina* Ktzg. Elle est très remarquable; les filaments simples ou ramifiés peuvent partir de différents points du sporange. Ces sporanges sont sphériques ou elliptiques, d'une grosseur de 40 μ. Dimension des zoospores : 8 μ de longueur, 5 μ en largeur. Papille terminale pouvant s'allonger plus ou moins.

Dans les Chytridiums à papille unique et quelquefois munie d'un couvercle, on devra placer probablement le *Chytridium Lagenula* A. Br., le *Chytridium Epithemiæ* Now., etc. De nouvelles recherches à ce sujet sont nécessaires; elles devront porter spécialement sur le mode de nutrition.

Parmi les espèces dont le sporange offre plusieurs papilles, et qui sont comprises par plusieurs naturalistes dans le genre *Rhizophydium*, on peut placer dès maintenant les deux espèces suivantes :

1° **Chytridium sub-angulosum** A. Br. (2).

Pl. XIII, fig. 1-5.

Sporanges anguleux, possédant deux ou trois papilles. Filament radiculaire unique. Zoospores sphériques, à cil très long et à noyau réfringent.

Dimension des sporanges : 18 à 15 μ. Dimension des zoospores : 3 μ.

Habitat : Oscillaires et *Lyngbia*.

(1) Nowakowski, *loc. cit.*

(2) Voy. plus haut.

2° **Chytridium globosum** A. Br. (1).

Sporanges sphériques, isolés ou groupés, munis d'une dizaine de filaments nourriciers très déliés. Trois ou quatre papilles. Zoospores globuleuses à longs cils.

Dimension des sporanges : 20 μ. Habitat : Algues diverses, Clostéries et Diatomées.

Nous avons rencontré sur les Anguillules un *Chytridium* pouvant se rapporter à cette espèce, tant par la forme du sporange que par la présence d'un système radiculaire ramifié.

A ces deux espèces viendront se joindre sans doute le *Ch. laterale* A. Br., le *Ch. cornutum* A. Br., le *Ch. transversum* A. Br. et plusieurs autres. Vu l'absence totale de renseignements sur la nutrition de ces êtres, la réunion est encore impossible à faire, du moins d'une manière définitive.

C'est très probablement ici que devra être placé également le *Chytridium roseum* De By et Wor., étudié plus récemment par M. Max. Cornu (2).

Genre RHIZIDIUM A. Br. (3).

Ce genre a été établi par A. Braun pour des Chytridinées à deux cellules; l'une possède à sa base des radicelles très nombreuses; l'autre ne prend tout son développement qu'au moment de la reproduction et se sépare à ce moment de la première par une cloison, c'est le sporange. D'après cela il est facile de voir qu'un *Rhizidium* n'est autre chose qu'un *Chytridium* dont la base du sporange s'est élargie en cellule.

L'espèce la mieux étudiée est sans contredit le *Rhizidium*

(1) A. Braun, *Ueber Chytridium.* — F. Cohn, *Ueber Chytridium* (*N. Act. Leop. Carol.*, vol. XXIV, part. 1, p. 142).

(2) *Note sur le* Chytridium roseum (*Bulletin de la Société botanique de France*, t. XVI, 1869, p. 223).

(3) *Auszug aus dem Monatsbericht Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1856, p. 591.

mycophilum A. Br. : on y connaît les kystes et leur germination en zoospores (1).

La deuxième espèce a été décrite par M. Schenck (2) sur les Nitelles; nous ajouterons quelques détails à la description donnée par ce savant.

Rhizidium intestinum Schenck.

Pl. XIII, fig. 20-23.

Nous avons rencontré cette espèce en grande abondance sur la *Nitella tenuissima :* sa végétation était très active; les radicelles atteignaient en diamètre 2 et 3 μ et avaient une longueur très grande; l'intérieur était rempli d'un protoplasma clair avec quelques granules réfringents.

Les dimensions de la cellule nourricière étaient de 5 μ environ, tandis que le sporange mesurait jusqu'à 40 μ.

Le *Rhizidium intestinum* peut affecter les rapports suivants avec la cellule de la *Nitella*.

1° Toutes ses parties sont situées à l'intérieur de la cellule, il est endogène; c'est le cas le plus fréquent;

2° Le sporange seul est extérieur;

3° Le sporange et la cellule nourricière sont situés à l'extérieur, les radicelles pénètrent à l'intérieur de la cellule.

Dans le premier cas, le sporange émet un long col qui va percer la paroi et sert à l'émission des zoospores au dehors; dans le second et le troisième cas, l'ouverture de sortie se réduit souvent à une simple papille comme dans le *Rhizidium mycophilum* A. Br.

Le milieu entraîne donc des modifications sensibles dont l'utilité est évidente; sans la formation de ce cou, les zoospores d'un sporange endogène seraient déversées à l'intérieur de la cellule de *Nitella* déjà épuisée.

Il est bon de remarquer que la sortie des zoospores peut

(1) Nowakowski, *loc. cit.*

(2) *Ueber das Vorkommen contractiler Zellen im Pflanzenreiche*, 1858.

avoir lieu de deux façons différentes; tantôt une partie du sporange s'amasse en sphère à l'ouverture; le mucus se dissolvant dans l'eau, les zoospores se différencient, s'agitent vivement et s'échappent dans toutes les directions; tantôt toutes les zoospores sans exception sortent du sporange une à une. Il semble que ces différences ne doivent être attribuées qu'à une plus ou moins grande vigueur dans la végétation.

Les zoospores sont un peu allongées, elles sont formées d'un plasma clair, légèrement condensé autour du globule oléagineux réfringent. Elles se meuvent suivant des courbes de rayon plus ou moins grand; leur mouvement est doux, mais fréquemment interrompu par de brusques arrêts pendant lesquels le cil se détend comme un ressort. Le cil paraît jouer un rôle tout passif pendant la marche.

L'étude de ce parasite nous le montre à la fois endogène et mixte; nous avons déjà vu par l'étude du genre *Chytridium* qu'il n'y avait pas très probablement d'espèce réellement exogène.

Les kystes sont plus petits que les sporanges; la paroi paraît formée de deux membranes; le protoplasma intérieur est granuleux et coloré en brun, on n'y rencontre pas de goutte d'huile distincte comme dans le *R. mycophilum*.

Cette espèce a été également obtenue sur le *Chara polyacantha*.

Rhizidium Schenckii sp. nov.

[Pl. XIII, fig. 24-30.

On admet actuellement que l'espèce précédente peut vivre sur plusieurs Œdogoniées, sur le *Mougeotia*, et cela d'après le travail de M. Schenck.

Il faut toutefois remarquer que ce savant n'était pas aussi affirmatif et se bornait à signaler les traits de ressemblance (1).

(1) Dr A. Schenck, *loc. cit.*, p. 9.

Or, après avoir étudié ces deux formes, nous croyons qu'il est impossible de les réunir et nous décrirons celle qui vit sur les Œdogoniées sous le nom de *R. Schenckii*, désirant ainsi remercier M. Schenck de la bienveillance avec laquelle il nous a envoyé son travail.

Nous avons rencontré cette espèce la première fois au printemps de l'année 1885, sur un *Bulbochæte* recueilli dans le bassin du Jardin botanique de Caen. Pendant un an, nous avons réussi à l'obtenir :

1° Sur plusieurs *Spirogyra ;*
2° Sur un *Zygnema;*
3° Sur un *Closterium;*
4° Sur un *Cladophora;*
5° Sur un *Œdogonium.*

Dans chacun de ces cas particuliers, le développement a été suivi jusqu'à la sortie des zoospores.

Les zoospores restent toujours extérieures à la cellule de l'Algue, ce qui constitue déjà un moyen de distinguer cette espèce de la précédente.

Elles envoient à travers la paroi de l'Algue un mince filet de protoplasma qui, arrivé à l'intérieur, se renfle en une cellule nourricière. De la base de celle-ci part un système ramifié de radicelles qui se répandent dans la cellule attaquée, les cellules voisines et même à l'extérieur.

Il est parfois impossible de mettre en évidence ces filaments absorbants qui se trouvent masqués par la chlorophylle et les grains d'amidon.

Le parasite s'attaque en effet au noyau et au protoplasma, il paraît sans action directe sur les grains d'amidon, et, si ces derniers arrivent à présenter une altération, il faut l'attribuer à l'action de la cellule qui, luttant jusqu'au bout, attaque sa réserve.

Le protoplasma de la cellule nourricière est très clair, il renferme quelques globules réfringents.

Jusqu'ici la zoospore, restée extérieure, a peu augmenté

de volume ; elle grossit alors sous l'afflux de protoplasma qui lui arrive de la cellule nourricière et atteint ses dimensions normales ; c'est le sporange qui s'isole par une cloison de sa partie végétative.

Le sporange affecte des formes assez variées, ce qui permet encore de distinguer cette espèce ; les différentes formes se rencontrent souvent sur le même élément d'algue.

Il est quelquefois couché sur le filament, ce qui lui donne un aspect anatrope caractéristique : le plus souvent il est pyriforme ou encore elliptique.

La sortie a lieu par un pore à l'extrémité du sporange ; elle se fait selon les deux modes déjà signalés ; les zoospores sortent, une à une lorsque la végétation est peu active, en masse lorsqu'elle est vigoureuse.

Ces zoospores ont à peine 3 μ ; elles ont un globule réfringent, duquel part un long cil.

Leur mouvement peut durer très longtemps ; nous en avons suivi une pendant 1 h. 10 minutes ; la zoospore décrivait des courbes, traînant son cil à l'arrière. L'arrêt définitif eut lieu sans ralentissement préalable de vitesse bien sensible ; en deux secondes le cil diminua de longueur et disparut dans le corps de la zoospore ; deux heures plus tard, aucune trace de germination ne se montrait encore.

Ces zoospores peuvent cependant germer dans l'eau de la préparation ; elles émettent alors un filament dont le diamètre ne dépasse pas la moitié du leur et qui montre bientôt quelques globules réfringents ; ces globules paraissent provenir de la division du globule de la zoospore, mais nous ne pouvons l'affirmer.

On aurait pu se trouver entraîné à créer 5 ou 6 espèces pour ce *Rhizidium* ; l'erreur eût été presque inévitable pour des observateurs qui l'auraient rencontré seulement sur une des Algues énumérées.

D'un autre côté, il est quelquefois impossible de voir les filaments radiculaires, cela aurait pu conduire à placer ces formes dans le genre *Chytridium*.

Mais ces erreurs n'ont-elles point déjà été commises? on serait assez disposé à le croire. Quelle est la valeur du *Chytridium acuminatum* A. Br.? du *Chytridium oblongum* A. Br.? du *Chytridium mamillatum* A. Br. ? du *Chytridium sporoctonum* A. Br.? du *Chytridium Hydrodictyi* lui-même?

Nous avons déjà fait remarquer que l'*Olpidium acuminatum* A. Br. rappelait étroitement les premiers débuts d'un *Rhizidium*.

Le *Rhizidium Schenckii* ne s'est jamais enkysté dans les cultures nombreuses que nous en avons faites; parfois ses sporanges étaient excessivement petits. Nous l'avons retrouvé dans le même bassin au printemps dernier, il était plus particulièrement localisé sur les *Œdogonium*.

Chytridium xylophilum M. Cornu.

Pl. XIII, fig. 6-9.

Dans la remarquable *Monographie des Saprolégniées* de M. Max. Cornu se trouve (1) la description d'une Chytridinée nouvelle fort intéressante par son habitat. Elle vit sur les fibres immergées du bois et a reçu le nom de *Chytridium xylophilum*. Les sporanges sont ovales, acuminés, ovoïdes, déprimés, munis ou non d'un long col lagéniforme. Ils reposent sur la surface dense et opaque des fibres.

Les spores immobiles sont libres, sphériques, à parois médiocrement épaisses et lisses, pourvues d'une grosse goutte oléagineuse et faiblement colorées en brun.

En décembre 1885, nous avons rencontré une Chytridinée qui peut se rapporter à celle qui vient d'être décrite. Les sporanges sont ordinairement ovales et reposent sur les fibres; ils peuvent aussi se trouver engagés à l'intérieur du tissu et éprouver par ce fait des déformations sensibles; ils s'ouvrent au sommet par un pore plus ou moins proéminent. Une partie des zoospores se trouvent projetées au dehors sous l'aspect

(1) *Loc. cit.*, p. 116.

d'une masse arrondie; les zoospores se dégagent bientôt du mucus et se meuvent en décrivant des lignes courbes. Pendant la marche, il ne se produit pas grandes secousses, le cil est traîné à l'arrière; mais pendant les nombreuses haltes, la zoospore s'agite vivement sur la pointe de son cil avant de pouvoir repartir.

Les zoospores peuvent ramper à la façon d'une amibe et germer ensuite comme l'a constaté M. Max. Cornu.

Nous avons pu obtenir d'assez nombreuses germinations et les conduire jusqu'au cinquième jour. Lorsque la végétation a cessé, le protoplasma s'est orienté en disques dans les radicelles dont les fines parois sont devenues visibles.

Il devient prouvé que si l'on ne peut distinguer à l'intérieur des fibres le réseau nourricier du sporange, il n'en existe pas moins très développé.

La ressemblance des germinations de cette espèce avec celles du *Rhizidium mycophilum* A. Br. et du *Rhizidium Schenckii* nous permet de la placer dans le genre *Rhizidium*.

Nous devons faire remarquer que les sporanges sphériques de la planche XIII ne représentent point la forme normale : cette forme est plus allongée, ainsi que le montrent les figures représentant la sortie des zoospores.

Rhizidium Euglenæ.

Pl. XIII, fig. 11-19.

L'histoire de ce parasite mérite d'être retracée rapidement.

A. Braun, dans son premier Mémoire (1), avait confondu, sous le nom de *Chytridium Euglenæ*, deux formes très distinctes; l'année suivante il reconnut son erreur (2). L'une des formes, découverte par Meissner et Siebold, était conservée dans le genre *Chytridium;* l'autre, étudiée par Bail (3), était rapprochée du genre *Rhizidium*.

(1) *Ueber Chytridium*, etc.
(2) *Auszug*, etc., p. 592.
(3) *Chytridium Euglenæ* (*Bot. Zeitung*, 1855, p. 678).

Cette dernière espèce a été l'objet d'un travail important (1) de M. Nowakowski : c'est le *Polyphagus Euglenæ*, dont nous dirons un mot plus loin ; la description de Bail, particulièrement en ce qui concerne la germination des zoospores, ne laisse aucun doute sur l'identité des formes étudiées par ces deux savants.

Qu'était devenu le vrai « *wahres* Chytridium *dem der Name* Ch. Euglenæ *bleiben muss* (2) », et sur lequel on n'avait aucun renseignement précis ?

Nous l'avons rencontré en novembre 1885 : son étude montre bien quelle est la difficulté de ce genre de recherches ; à chaque pas, on est exposé à commettre des erreurs.

Pendant deux mois, nous avons essayé sans succès de déterminer la manière dont le parasite absorbait le contenu de l'Euglène ; nous en étions arrivé à croire que c'était bien réellement un *Chytridium*. Il n'en était rien cependant, les observations furent continuées et montrèrent fréquemment par la suite des sporanges munis d'une cellule basilaire.

Ces différences s'expliquent facilement : au début, la germination des zoospores avait eu lieu au contact immédiat de l'Euglène ; plus tard, les zoospores avaient germé à quelque distance de la paroi, la cellule basilaire se trouvait extérieure.

Le sporange est souvent très allongé ; quelquefois, il est irrégulier ; il peut atteindre 30 μ en longueur et 10 μ en largeur : la dimension de la cellule basilaire est de 6 μ environ.

Les zoospores ont un noyau réfringent et un long cil ; leur diamètre est très petit, 2 μ environ.

Leur mode de formation n'offre rien de particulier : la sortie a lieu au sommet par un pore qui s'allonge parfois en cou ; elles sortent l'une après l'autre ; les dernières s'agitent violemment à l'intérieur et dans ce cas peuvent produire une

(1) L. Nowakowski, *Polyphagus Euglenæ* (*Cohn's Beitr.*, II, 1876, p. 201).
(2) A. Braun, *Auszug*, etc., p. 592.

deuxième ouverture tout accidentelle au sporange; le mouvement est très vif et fortement saccadé.

Nous avons pu observer les kystes dans cette espèce; ils se distinguent facilement, même au début, des sporanges, par leur forme sphérique et aussi par leur contenu sombre et grossièrement granuleux : les jeunes sporanges, au contraire, renferment un protoplasma clair. A maturité, la paroi du kyste est épaisse et de couleur brunâtre, on y distingue de légères proéminences ; le protoplasma intérieur est fortement condensé, sans goutte d'huile distincte. Nous n'avons jamais observé, soit conjugaison de zoospores, soit tout autre phénomène sexuel, précédant la formation de ces kystes.

Des observations récentes nous permettent de placer le *Chytridium Lagenaria* Sch. dans les *Rhizidium;* il se distingue des précédents avec facilité; les radicelles partent de plusieurs points de la cellule nourricière; de plus, la paroi du sporange se détache circulairement au sommet en un mince couvercle assez large, lors de la sortie des zoospores.

Ces recherches élèvent de 2 à 6 le nombre des espèces de *Rhizidium;* il est bien probable que d'autres espèces, placées jusqu'ici dans les *Chytridium,* viendront s'y ajouter peu à peu ; c'est du moins ce que l'étude du *Rhizidium Euglenæ* permet de supposer.

Le genre *Obelidium* Now. (1), par ce que l'on en sait jusqu'ici, pourrait être réuni au genre *Rhizidium;* son sporange est muni d'une cellule basilaire avec nombreux filaments nourriciers très ramifiés; la sortie des zoospores a lieu latéralement, mais ce n'est pas là un caractère générique ; il est donc bon de n'accepter ce genre que sous réserve.

Il n'en est pas de même du genre suivant.

Polyphagus Euglenæ Now.

Pl. XIII, fig. 31-35.

Nous avons eu l'occasion de rencontrer cette Chytridinée

(1) L. Nowakowski, *Beitrag z. Kennt.*, etc.

au mois de janvier dernier. L'étude que M. Nowakowski (1) a faite de cette espèce est si complète, que nous voulons seulement faire ressortir ici les analogies et les différences qu'elle présente avec les *Rhizidium*.

Les zoospores sont elliptiques. Le cil part d'un gros gobule oléagineux placé un peu obliquement à l'arrière. Le protoplasma est légèrement granuleux et à l'extrémité antérieure du corps se trouve un petit espace vacuolaire; vers le milieu de la zoospore, on remarque un point légèrement différencié que l'on interprète comme noyau.

Pour germer, une zoospore s'arrête, retire son cil, s'arrondit; on voit se former une vacuole qui grandit insensiblement; 4 ou 5 filaments d'une ténuité extrême commencent à rayonner autour du corps. Viennent-ils à rencontrer une Euglène, ils introduisent à l'intérieur leurs filaments ramifiés, et leur diamètre augmente. Nourrie par ce système de filaments absorbants, la zoospore grossit en une forte ampoule; celle-ci montre bientôt en un point de sa surface une proéminence qui se développe très rapidement; c'est le sporange qui s'allonge en boyau et se sépare par une cloison de la partie végétative.

A ce moment, l'aspect est celui d'un *Rhizidium*, mais la germination, on l'a vu, est bien différente; d'autre part, dans les *Rhizidium*, c'est le corps de la spore qui devient le sporange; dans le *Polyphagus*, la zoospore fait partie du système végétatif et le sporange se forme d'une manière indépendante.

Dans le genre *Rhizidium*, les spores durables sont des kystes.

Le genre *Polyphagus* offre, au contraire, des phénomènes sexuels remarquables que nous allons maintenant examiner.

Après s'être multiplié pendant plusieurs générations par reproduction agame, le *Polyphagus Euglenæ* Now. forme des œufs. A cet effet, des zoospores mâles, semblables aux zoospores ordinaires, au lieu de grossir en système végétatif, en-

(1) *Loc. cit.*

voient à travers les Euglènes un gros filament. Ce dernier, pour prolonger sa course, forme çà et là des filaments nourriciers. Arrivé au contact d'un thalle femelle ressemblant en tout point à celui de la génération agame, il se renfle; une perforation s'établit, le mélange des deux plasmas s'effectue par ce moyen dans le renflement qui devient l'*œuf*.

Cet œuf est sphérique; il a une paroi colorée en brun et couverte de petites épines; dans le plasma se trouvent une ou deux grosses gouttes d'huile.

M. Nowakowski a observé le développement de ces œufs en nouvelles zoospores.

La distinction des sexes peut donner lieu à discussion : en effet, si la zoospore mâle arrive de bonne heure sur le thalle femelle, c'est le plasma de ce dernier que l'on voit uniquement passer dans le renflement, et ce fait pourrait conduire, sur une ressemblance superficielle avec ce qui a lieu dans les *Pythium*, les *Peronospora*, à intervertir les expressions mâle et femelle.

Il faut bien s'en garder cependant pour les raisons suivantes :

1° La petitesse du thalle mâle et sa manière tout à fait caractéristique de rechercher les thalles femelles;

2° La ressemblance complète que présentent les thalles femelles avec les thalles agames.

La famille des Chytridinées doit être placée à la base des Champignons; elle donne accès aux principales familles qui s'y rattachent à divers endroits. Ainsi, à la hauteur du *Polyphagus Euglenæ* se détache le genre *Zygochytrium* Sorok. Dans la formation de l'œuf, la distinction en élément mâle et en élément femelle devient impossible; il y a conjugaison de deux branches semblables du thalle; l'œuf est une zygospore semblable à celle des Mucorinées. M. de Bary pense qu'il y a autant de raisons de placer le *Zygochytrium* dans les Mucorinées que dans les Chytridinées.

Le genre *Cladochytrium* Now. nous conduit, d'une part vers les Ustilaginées par le genre *Protomyces*, de l'autre vers

les Ancylistées par le genre *Catenaria* dont la description est donnée dans le deuxième chapitre.

Les affinités des Champignons avec les Algues ne sont pas aussi étroites qu'on le pense généralement; nous ne voyons rien qui autorise à regarder les formes les plus simples de la famille des Chytridinées comme dérivant par dégradation de formes plus élevées appartenant, soit aux Saprolégniées, soit aux Mucorinées; nous ne voyons pas davantage pourquoi l'on rattacherait aux Protococcacées les espèces dépourvues de racines. Il est bien plus simple et plus logique de les rapprocher des Monadinées zoosporées, dont elles ne diffèrent que par le mode de nutrition.

On peut classer de la manière suivante les genres de la famille des Chytridinées en commençant par la base :

- Pas de système radiculaire.....
  - Sporanges simples.....
    - Sphæritées..... *Sphærita.*
    - Olpidiées..... *Olpidium.*, *Olpidiopsis.*
  - Sporanges composés..... Synchytriées.... *Rozella.*, *Woronina.*, *Synchytrium.*
- Un système radiculaire.....
  - Thalle ne produisant jamais qu'un sporange..... Rhizidiées..... *Chytridium.*, *Rhizidium.*, *Obelidium.*, *Polyphagus.*
  - Thalle pouvant produire plusieurs sporanges... Cladochytriées... *Cladochytrium.*

Nous laissons, sans les classer sous aucun titre, les genres *Zygochytrium* et *Tetrachytrium*, qui sont fort singuliers et ne rappellent que d'assez loin la structure des Chytridinées ordinaires.

CHAPITRE II

Ancylistées.

Le petite famille des Ancylistées a été établie par M. E. Pfitzer dans le Mémoire qu'il publia en 1872 sur l'*Ancylistes Closterii*. Il réunissait au genre *Ancylistes* le *Myzocytium* et l'*Achlyogeton* : le genre *Lagenidium* est venu s'y ajouter de-

puis. Tous les membres de cette famille ont un caractère commun ; les filaments, simples ou ramifiés, selon les espèces, sont *unicellulaires* et d'un diamètre sensiblement le même dans toute leur longueur ; ce n'est qu'au moment de la reproduction que le thalle se cloisonne en sporanges. Or le *Catenaria anguillulæ*, qui doit être placé dans cette famille, possède cette partie fructifère qui produit les sporanges par cloisonnement ; mais il y a en plus un système de fines radicelles, ce qui rappelle la structure des *Cladochytrium* et permet de relier directement la famille des Ancylistées à celle des Chytridinées. Cette famille des Ancylistées n'est pas admise par tout le monde : on la réunit quelquefois aux Chytridinées : il est bien préférable cependant de la conserver.

Catenaria anguillulæ Sorok. — **Chytridium zootocum** A. Br.

Pl. XIV, fig. 12-16.

Sous le nom de *Chytridium zootocum*, A. Braun a décrit (1) un parasite des Anguillules, déjà vu et signalé par Claparède.

Un zoologiste français, M. A. Villot, dans l'étude qu'il a faite des Dragonneaux (2), parle de formations parasites qu'il rapporte à une Algue d'eau douce et dont il donne le premier une bonne description et des dessins exacts ; plusieurs auteurs avaient considéré ces productions comme faisant partie de la constitution des Dragonneaux ; il réfute cette erreur.

Trois ans plus tard, en 1877, M. N. Sorokine, dans une Note sur les végétaux parasites des Anguillules (3), rencontre le même organisme qu'il nomme *Catenaria anguillulæ*.

Il avance quelque peu nos connaissances au sujet de cet intéressant parasite.

Après avoir nous-même étudié le *Catenaria anguillulæ* pendant plusieurs mois et sacrifié des centaines d'Anguillules,

(1) *Auszug aus dem Monatsber.*, 1856, p. 591.

(2) De Lacaze-Duthiers, *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, t. III, p. 185, 1874.

(3) *Annales des sc. nat.*, t. IV, p^os^ 1, 2, 3.

nous n'étions parvenu qu'à rectifier la description des zoospores; mais de nombreuses incertitudes nous restaient sur son organisation même.

Vu l'impossibilité d'arriver ainsi à des résultats satisfaisants, il fallait chercher une autre voie et trouver un hôte plus favorable à l'observation.

Divers essais furent entrepris sans succès; un seul réussit.

Dans le vase où se trouvaient les Anguillules avaient été déposés quelques tubes de *Nitella tenuissima*.

Le *Catenaria* y forma plusieurs thalles, qui furent étudiés avec le plus grand soin.

M. Villot avait déjà figuré une dichotomie des filaments sporangifères; mais M. N. Sorokine, allant plus loin, avait représenté, figure 24, trois sporanges se réunissant deux à deux. On était ainsi conduit à supposer une soudure des filaments ou une conjugaison quelconque, ce qui n'a jamais lieu.

Les filaments sporangifères peuvent se ramifier un plus ou moins grand nombre de fois par dichotomie, et souvent d'une façon très irrégulière. C'est la seule partie du parasite qui avait été vue et décrite jusqu'ici, et encore d'une façon assez imparfaite. Cependant on peut voir partir, soit des isthmes, soit des sporanges eux-mêmes, d'autres filaments plus fins, qui vont en se ramifiant former un réseau dans la cellule de *Nitella;* ce sont des filaments absorbants; leur ténuité seule a empêché de les voir sur les Anguillules, où j'avais déjà fortement soupçonné leur existence.

En effet, plusieurs fois les individus attaqués montraient des fils extrêmement ténus, qui se répandaient en grand nombre au dehors; mais, malgré toutes les probabilités, il était impossible de montrer leur liaison avec les filaments sporangifères.

Leur présence permet d'expliquer le mode de nutrition du parasite; ils vont puiser la nourriture dans toutes les parties de l'hôte, absolument de la même manière que les filaments radiculaires des *Rhizidium*, des *Cladochytrium;* ils ont une fine paroi.

Arrivons à quelques considérations sur le développement. Voici ce que l'on peut lire à ce sujet dans la note de M. N. Sorokine :

« D'abord on remarque dans l'Anguillule des fils rameux divisés par des cloisons. Bientôt ces fils deviennent deux fois plus gros qu'ils ne l'étaient au commencement, et se remplissent non de protoplasma granuleux, mais de grandes gouttes d'huile suspendues dans le liquide incolore. Les filaments du mycélium, ainsi métamorphosés, commencent à se gonfler par places. »

Or tout ce que j'ai vu, tant sur les Anguillules que sur les Nitelles, établit qu'il n'en est pas ainsi, et que le *Catenaria anguillulæ* est au début unicellulaire.

Autrement, comment expliquer l'utilité de filaments nourriciers pour les isthmes qui n'auraient, dans l'hypothèse d'un cloisonnement primitif, aucun rôle à remplir, et ne seraient que des cellules stériles?

La présence de deux cellules constituant un isthme entre chaque sporange, n'est pas un caractère constant; dans quelques cas, il n'en existe qu'une, et même toute trace de cloison venant à disparaître, les deux sporanges communiquent librement.

La faiblesse des cloisons est telle, qu'elles peuvent céder sous la pression d'une zoospore.

La distance qui sépare deux sporanges est excessivement variable.

Ces faits s'expliquent naturellement, si l'on considère ces cloisons comme l'indice d'une interruption, d'un repos dans le mouvement de retrait du protoplasma pour la formation des sporanges; elles sont analogues à celles du *Rhizidium*, de l'*Ancylistes*.

Personne ne songera à contester que la petite cloison des filaments absorbants ne se forme qu'en dernier lieu, lorsque tout besoin de nourriture a cessé; on ne peut pas douter que la formation des autres cloisons n'ait lieu en même temps.

Il nous a été complètement impossible de trouver, avant l'apparition des sporanges, aucun filament cloisonné.

La formation des zoospores a lieu de la manière suivante : les globules oléagineux se fondent dans le plasma, qui s'épaissit et devient très réfringent; puis de nombreuses vacuoles se montrent, et bientôt on voit les zoospores s'individualiser sous l'aspect de petites masses irrégulièrement sphériques et contenant de nombreuses granulations, le tout plongé dans une sorte de mucus qui remplit le sporange.

Les cous des sporanges dépassent ordinairement peu ou point la paroi; dans un cas cependant, ils ont atteint une longueur considérable, et les zoospores qui étaient formées ne pouvaient sortir ou sortaient difficilement.

La sortie des zoospores peut se faire de deux façons différentes, comme nous l'avons déjà vu pour le genre *Rhizidium;* elles sortent ou une à une, en éprouvant des déformations par suite de l'étroitesse du passage, ou plusieurs ensemble englobées dans du mucus, qui se dissout au bout de deux ou trois secondes et les met en liberté.

[1] Malgré les détails suivants que donne M. Sorokine, il est impossible d'accepter ses opinions :

« 9 heures 45 du soir. La sortie des spores, dit-il, commençait. De l'ouverture du cou sortait en rampant lentement la première spore; elle avait l'aspect d'une petite boule, au milieu de laquelle on voyait distinctement un nucléus brillant qui ne se trouvait pas exactement au centre, mais un peu de côté.

« Au bout de deux ou trois secondes, à la surface de la boule apparaissait un cil à peine visible, courbé comme une virgule et immobile. Mais presque aussitôt l'extrémité du col commença à faire de faibles mouvements, comme s'il vacillait; puis ce mouvement se communiqua de l'extrémité supérieure du cil à la base. Le cil se détacha de plus en plus du corps de la spore mobile, qui commença à s'ébranler de plus en plus, et enfin, lorsque le cil se fut complètement détaché, la spore s'éloigna rapidement de l'ouverture du sporange. »

A quoi tiennent les divergences que nous avons rencontrées?

Nous l'ignorons; mais, ce que nous pouvons affirmer, c'est que, dans aucun cas, les zoospores ne présentent de noyau semblable à celui dont il vient d'être question.

Elles sont formées d'une partie aqueuse et d'une partie condensée de forme très irrégulière, dans laquelle se trouvent des granulations réfringentes petites et plus ou moins nombreuses.

Elles ont un long cil qu'elles traînent à l'arrière, soit en sortant du sporange, soit pendant la locomotion; très souvent on peut le voir tout formé à l'intérieur du sporange.

Les zoospores restées les dernières rampent sur les parois du sporange en quête d'une issue; c'est alors une sorte de mouvement amiboïde incompatible avec la forme sphérique du corps.

Le mouvement consiste bien dans un « déplacement rapide, continuel et circulaire de l'organe »; mais il se ralentit peu à peu, et au bout d'une dizaine de minutes, la zoospore se fixe sur son cil, et là continue de s'agiter brusquement pendant quelque temps encore.

La germination des zoospores offre un caractère particulier remarquable. On a vu que, dans le *Rhizidium xylophilum* en particulier, la zoospore, après une phase d'activité qui peut dépasser une heure, s'arrête, retire son cil et germe. Elle émet d'un seul côté un filament qui ne dépasse pas la moitié de son diamètre et qui va se ramifiant de plus en plus. Dans le *Polyphagus Euglenæ*, la germination se fait d'une autre façon; la zoospore au repos, après s'être arrondie, envoie autour d'elle quatre ou cinq filaments d'une ténuité excessive, et qui s'allongent rapidement; une vacuole se montre dans la zoospore et grandit au fur et à mesure de la sortie du plasma. Dans le *Catenaria anguillulæ*, les choses se passent encore différemment. Les germinations ont été observées sur les Anguillules et sur les Nitelles, à deux mois d'intervalle au moins.

La zoospore émet aux deux pôles opposés un ou plusieurs filaments très fins, qui se ramifient.

Le corps de la zoospore augmente peu en grosseur ; mais, dans son protoplasma devenu très aqueux, on peut distinguer des granules brillants.

Plus tard, des renflements se montrent autour du premier : ils constitueront les sporanges ; mais le thalle reste toujours unicellulaire ; ce n'est que pour la fructification que le protoplasma se condense dans les renflements et forme les cloisons.

Par suite de l'épuisement du milieu, ou lorsqu'il se trouve comprimé par d'autres, le *Catenaria* prend la forme d'une outre, et alors on croirait avoir affaire à un *Olpidium endogenum ;* il est facile sur les *Nitella* de vérifier l'erreur, en constatant la présence de filaments radiculaires.

D'autres fois, les cous des sporanges atteignent une grande longueur et présentent, en traversant la paroi, ce caractère de rétrécissement que l'on rencontre chez l'*Achlyogeton? rostratum* Sorok. (1).

On doit donc admettre provisoirement que cette espèce n'est qu'une des formes du *Catenaria anguillulæ.*

On ne saurait nier d'ailleurs, à priori, que le *Chytridium endogenum* ne puisse, de même que l'*Achlyogeton entophytum*, habiter sur les Anguillules ; dans le cours de cette étude, un *Chytridium* (le *Chytridium globosum* A. Br.) a été observé plusieurs fois ; ses sporanges, souvent groupés par trois ou quatre, étaient au début complètement sphériques, et plus tard présentaient trois ou quatre papilles ; nous avons même pu distinguer le réseau nourricier partant de la base de l'ampoule, et qui a été signalé par M. F. Cohn (2).

M. N. Sorokine (3), rencontrant le *Catenaria* en compagnie du *Polyrhina*, se demandait involontairement si ces deux organismes n'étaient point deux phases du même Champignon.

A cette question, il faut maintenant répondre négativement.

Nous avons pu constater également l'indépendance de cette

(1) N. Sorokine, *loc. cit.*

(2) *Ueber Chytridium* (*N. Act. Leop. Carolin.*, vol. XXIV, p. 1).

(3) *Loc. cit.*

espèce avec le *Chytridium gregarium*, qui a été trouvé par M. Nowakowski dans des œufs de Rotifères. Ce dernier n'ayant pu voir le *Chytridium zootocum* de Braun, ignorait jusqu'à quel point ces deux parasites se ressemblaient. Leurs rapports ne sont que très éloignés, d'après les descriptions; mais on ne saurait trop se mettre en garde contre les différences d'aspect que présente le *Catenaria*.

L'habitat du *Catenaria anguillulæ* est assez varié; ainsi on le trouve à l'intérieur des kystes d'Infusoires, où il simule un véritable *Olpidium*, dans les Anguillules, où il est assez fréquent, dans les Nitelles, et, nous ne croyons pas nous tromper, dans les œufs de Rotifères.

Quelle place doit-on réserver au *Catenaria* dans la classification?

Il nous semble qu'il doit être placé dans la famille des Ancylistées; ses filaments cloisonnés en sporange le rapprochent de l'*Achlyogeton*, de l'*Ancylistes;* mais il est le seul à posséder un système de fines radicelles, et par là il se rattache au genre *Cladochytrium*, de la famille des Chytridinées.

Malheureusement, on ne connaît rien de la reproduction sexuée; c'est en vain que nous avons cherché pendant un an à obtenir les kystes ou les oospores.

Dans le *Catenaria anguillulæ*, la condensation du protoplasma, au moment de la formation des sporanges, produit entre ceux-ci une ou plusieurs cellules stériles; nous allons retrouver un fait analogue dans le genre *Ancylistes*, pour la formation des oospores.

Pythium dichotomum.

Pl. XIV, fig. 17-18.

Nous allons intercaler ici la description d'un parasite que nous avons rencontré à l'intérieur des *Nitella* en compagnie du *Catenaria*. On serait disposé tout d'abord à considérer les formations en question comme la phase sexuée du *Catenaria*. Le thalle est formé de filaments ramifiés par dichotomies succes-

sives; ils contiennent un protoplasma épais, d'aspect huileux, sans aucune granulation; ils sont unicellulaires. De place en place se trouvent des renflements; ils renferment un protoplasma incolore avec un grand nombre de granulations réfringentes, et un ou deux grands espaces clairs au centre. Le protoplasma huileux des filaments s'écarte à leur niveau pour leur former une épaisse enveloppe. Il n'existe pas de système radiculaire; on ne voit rien qui indique une fécondation quelconque; ce n'est pas le *Catenaria*. Nous avons rangé cette singulière formation, avec doute, dans le genre *Pythium*. Chez les *Pythium*, à la vérité, les conidies sont presque toujours terminales, mais il s'en produit parfois d'intercalaires, dans le *Pythium de Baryanum* (1), par exemple; nous considérons, jusqu'à preuve du contraire, les renflements du parasite comme des conidies.

Ancylistes Closterii Pft.

Pl. XIV, fig. 1-10.

L'*Ancylistes Closterii* a été, en 1872, l'objet d'un très beau mémoire du docteur E. Pfitzer.

Nous avons pu obtenir la germination des oospores, et par suite terminer le cycle du développement de ce parasite.

C'est au printemps de l'année 1885 que nous avons rencontré, dans le Jardin botanique de Caen, une grande quantité de Clostéries; elles rendaient toute verte la surface de l'eau. L'*Ancylistes Closterii* ne tarda pas à les attaquer; on pouvait alors facilement remarquer à leur intérieur de gros cordons de protoplasma tout d'abord sans membrane. M. E. Pfitzer pense qu'il peut y avoir jusqu'à huit parasites différents dans la même Closterie. Il a considéré chacun des filaments pour un individu distinct, tandis qu'en réalité plusieurs filaments peuvent appartenir au même, qui s'est ramifié aux environs du noyau; la ramification, d'ailleurs, n'est pas exclusivement

(1) De Bary, *Beiträge z. Morph. u. Ph. d. Pilze*, 1884. — H. Marschall-Ward, *Observations on the genus* Pythium (*The Quarterly Journal of Microscopical science*, 1883).

localisée à cet endroit. Pour la bien mettre en évidence, le procédé suivant est commode à employer : on fixe par l'alcool absolu, qui enlève la chorophylle; on dissout ensuite une bonne partie de l'amidon par la glycérine chaude, et on colore de préférence à la fuchsine.

Les filaments de l'*Ancylistes* se recouvrent d'une fine membrane et se cloisonnent en cellules de 20 μ et plus de longueur sur 8 μ de largeur.

Les Clostéries qui jusqu'ici présentaient encore de faibles mouvements meurent, et la dissémination du parasite commence; chacune des cellules de celui-ci émet perpendiculairement à sa surface une papille qui perce la paroi de la Clostérie. M. E. Pfitzer compare cet aspect avec celui du *Myzocytium*.

Le protoplasma de la cellule, au lieu de se résoudre en zoospores, comme l'on serait en droit de s'y attendre, passe en entier dans la papille, qui s'allonge rapidement. A peine sorti de la cellule, le plasma s'en sépare par une cloison. Du corps des Clostéries rayonnent alors en grand nombre des filaments à divers états; à l'endroit où ils traversent la paroi de l'hôte, ils s'étranglent légèrement. L'intérieur de la Desmidiée ne renferme plus bientôt que des cellules vides.

Dans les filaments, le plasma, pour progresser, ne quitte pas brusquement les cloisons qu'il forme derrière lui; il s'étire en un filet conique, qui quitte ensuite la cloison, se raccourcit et rentre dans la masse générale; à ce moment se forme une nouvelle cloison. Il s'écoule environ un quart d'heure entre la formation de deux cloisons consécutives.

Ordinairement simples à l'extérieur, les filaments peuvent devenir rameux.

Si dans sa marche l'un d'eux vient à rencontrer une Clostérie, il s'applique sur elle, l'enlace d'une légère courbure et en perfore la paroi; son protoplasma passe par cette ouverture à l'intérieur et s'y renfle en sphère; il s'allonge ensuite suivant l'axe, se porte vers le noyau, et alors recommence la série des faits qui viennent d'être décrits.

Il est tout naturel de comparer ce mode de développement à la reproduction par zoospores des organismes voisins, et d'y voir un résultat d'adaptation que l'on pourrait s'expliquer ainsi : l'*Ancylistes Closterii* a possédé des zoospores; mais les papilles étant venues à s'allonger démesurément — ce qui se passe pour le *Catenaria anguillulæ* permet cette supposition, — les zoospores, entravées dans leur sortie, se sont déversées dans l'hôte sans se différencier; la formation des cloisons pourrait bien n'être qu'un phénomène de conservation produit postérieurement.

L'espèce est dioïque; il y a des filaments mâles et des filaments femelles, qui ne se distinguent de ceux qui ont été vus jusqu'ici que par la longueur beaucoup plus grande des cellules qui les composent; les filaments mâles sont plus petits; malgré cela, la différence est quelquefois difficile à établir.

On pourrait poser une objection sur la dioïcité de l'espèce et supposer que les filaments mâles ne sont que des rameaux différenciés.

Cela paraît peu probable. Cependant on n'arrivera de ce côté à une certitude complète que lorsqu'on aura pu suivre un filament mâle dans toute sa longueur, ce qui présente des difficultés excessives.

Comment se forme l'œuf? La figure 4, planche XIV, représente le phénomène dans ce qu'il a de plus caractéristique. On y voit un filament mâle à quatre cellules; deux de ces cellules ont complètement déversé leur contenu par un tube de communication dans celles d'un filament femelle; du mélange des deux plasmas se trouvent formées deux oospores; le protoplasma femelle en se condensant a produit une cellule stérile intercalaire. En ce qui concerne le second filament femelle, les choses ne sont point aussi avancées, le plasma mâle n'est pas déversé entièrement dans le plasma femelle et par suite la condensation de ce dernier n'a pas eu lieu.

Quelquefois le mélange des plasmas s'effectue au point de contact par une simple perforation, sans qu'il y ait de tube conducteur.

Le point où la communication s'est établie est toujours indiqué par une proéminence qui persiste à la surface de l'oospore.

M. E. Pfitzer signale deux membranes à l'oospore, l'une extérieure *exospore*, l'autre intérieure *endospore* assez épaisse. Cette dernière, à reflets concentriques, n'est pas une véritable membrane; en effet, au moment de la germination elle devient de moins en moins nette; après la sortie du protoplasma il ne reste plus que l'exospore indécomposable. L'endospore disparaît également si l'on fait agir l'acide sulfurique étendu d'eau.

Le contenu de l'oospore est formé par un protoplasma plus dense vers la surface où se montrent un grand nombre de granulations réfringentes sphériques; le centre est vacuolaire. Plus tard on y rencontre quelquefois quelques petits globules oléagineux qui se fondent dans la masse à la germination. Il faut bien se garder de les assimiler aux grosses gouttes d'huile que l'on rencontre dans les œufs de *Pythium* ou de *Polyphagus*, comme notre première note (1) pourrait le faire supposer. N'ayant pu faire à ce moment la comparaison directe, les apparences nous avaient induit en erreur.

La germination se fait de la manière suivante :

On voit sortir de l'œuf un filament complètement hyalin, dont la largeur à ce moment est celle qu'il va conserver, c'est-à-dire 3,5 μ environ.

A mesure que le filament s'allonge, une cavité se forme dans l'œuf, qui se trouve ainsi peu à peu vidé entièrement.

Le protoplasma se sépare alors de l'oospore par une cloison à une petite distance de celle-ci et continue sa marche en avant.

La vitesse de progression est loin d'être la même dans tous les cas; ainsi dans plusieurs germinations le protoplasma avançait d'un micromètre en une ou deux minutes, tandis

(1) P.-A. Dangeard, *Note sur la germination de l'oospore de l'*Ancylistes Closterii *Pfitz.* (*Bulletin de la Société linnéenne de Normandie*, vol. X, 1886, non encore paru).

qu'il lui en fallait quelquefois quatre ou cinq pour franchir cette même distance.

De temps en temps le protoplasma se sépare par une cloison de la partie du tube qu'il vient de quitter; lorsqu'il abandonne cette cloison, on peut voir une légère traînée hyaline, analogue à celle qui a été signalée par M. Pfitzer lors de l'infection des Closteries.

L'*Ancylistes* chemine ainsi à des distances considérables en ne perdant de sa substance que la quantité strictement nécessaire à la formation du tube et des cloisons, et même à la fin, pour résister plus longtemps à cette perte de substance, il diminue en diamètre.

Le tube n'est pas toujours simple, très souvent il est rameux sans cause apparente. Il arrive encore que le protoplasma qui a circulé dans un sens et formé sept ou huit cloisons s'arrête, suit une direction oblique et revient en arrière; une fois même nous avons observé sa sortie dans une direction donnée, sa rentrée dans l'oospore et sa nouvelle irruption au dehors par le pôle opposé.

Les germinations dont il vient d'être question ont été obtenues en septembre 1885, après trois mois de culture; mais les oospores peuvent rester plus longtemps sans se développer : nous en avons pu conserver intactes sur les parois légèrement humides d'un flacon jusqu'au mois d'avril de cette année.

L'*Ancylistes Closterii* occupe le sommet d'une série dans laquelle le protoplasma contribue en entier à la reproduction. Plus haut, dans la série, il y a localisation de fonctions et par suite perfectionnement. A ce point de vue notre travail trouve ici sa limite naturelle.

RÉSUMÉ

Dans ce résumé, nous suivrons l'ordre adopté dans le travail lui-même. Chaque chapitre sera suivi par un exposé rapide des principales conséquences qui découlent des faits étudiés ; de la sorte, le lecteur se rendra compte de l'ensemble. En ce qui concerne les modifications apportées dans la classification et les résultats nouveaux, il pourra se transporter facilement à la partie descriptive, s'il en est besoin, sans être obligé de tout parcourir.

PREMIÈRE PARTIE

Les aliments sont introduits à l'intérieur du plasma et y sont digérés; on a affaire à des *Protozoaires*.

DEUXIÈME PARTIE

Les aliments sont digérés à la surface ou partie de la surface du plasma; les résidus de la digestion sont toujours extérieurs : il s'agit de *végétaux*.

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE I

LES VAMPYRELLES

C'est vers ces êtres que convergent les groupes inférieurs; leur forme est variable, le plasma qui les compose ne renferme aucun noyau, mais il y a un grand nombre de granulations rougeâtres. De la surface du corps partent un grand nombre de pseudopodes rétractiles filiformes.

La nutrition s'effectue de deux manières différentes. Tantôt les Vampyrelles englobent leur proie et la digèrent ainsi. Cette proie est une Euglène (*V. Euglenæ*), une Diatomée (*V. vorax*), une petite Algue, *Tetraspora?* (*V. Kleinii*).

Tantôt les Vampyrelles percent la paroi de la cellule nourricière et attirent à leur intérieur protoplasma, grains d'amidon, corpuscules chlorophylliens (*V. pendula*, *V. inermis*, *V. pedata*, etc.).

Ce mode de nutrition se rencontre exclusivement dans le règne animal.

Les résidus de la digestion bleuissent par l'iode, ils proviennent en grande partie d'une digestion incomplète des grains d'amidon.

Les Vampyrelles se divisent assez fréquemment pendant leur période d'activité.

La conjugaison est plus rare; elle ne se produit pas chaque fois que deux individus se rencontrent.

Un nombre variable de Vampyrelles peuvent aussi se réunir et former des plasmodes.

Les sporanges correspondent ordinairement à la fin de la nutrition; ils se forment parfois sans qu'il y ait eu nutrition préalable (*V. pendula*, *V. vorax*). Leur paroi est formée de cellulose. Ils renferment un protoplasma rougeâtre qui se divise le plus souvent en 2-4 zoospores. Ces zoospores sont de nouvelles Vampyrelles qui sortent en même temps par différents points du sporange ou l'une après l'autre par la même ouverture.

Les kystes sont destinés à permettre aux Vampyrelles de résister aux conditions défavorables. Le protoplasma s'entoure de deux ou trois membranes formées de cellulose et dans l'intervalle de ces membranes se trouvent les résidus amylacés de la digestion. Après un temps de repos qui peut atteindre neuf à dix mois, le contenu du kyste donne naissance, comme le sporange, à de nouveaux individus (*V. vorax*).

Les Vampyrelles doivent être définitivement classées dans le

règne animal, dont elles occupent la base. La présence de la cellulose ne peut contre-balancer les caractères du mode de nutrition et de locomotion.

C'est avec les Rhizopodes héliozoaires qu'elles ont le plus de caractères communs : elles permettent de relier ce groupe par le bas avec les Flagellates par l'intermédiaire des Monadinées; il est à penser qu'il en est de même pour les Myxomycètes, ainsi que le laisse supposer la description du *Bursulla Crystallina* (voy. à la fin du chap. III, 1re partie).

Une nouvelle espèce a été décrite sous le nom de *Vampyrella Euglenæ.*

Le développement des kystes de la *Vampyrella vorax* a été obtenu.

La *Monadopsis vampyrelloides* a été placée au rang d'une simple Vampyrelle, sous le nom de *Vampyrella Kleinii.*

Enfin la considération du mode de nutrition a permis de classer les Vampyrelles en deux groupes, que l'on peut subdiviser ensuite d'après les caractères indiqués par M. Klein.

CHAPITRE II

ÉTUDE DES GENRES *Nuclearia*, *Heterophrys*, *Actinophrys*.

Nuclearia simplex.

Pendant sa période d'activité une *Nuclearia simplex* ne diffère des Vampyrelles que par la présence d'un noyau nucléolé; pour se nourrir, elle perfore la paroi d'une Euglène, d'un Infusoire, d'un *Spirogyra*, etc., et attire à son intérieur les aliments ; c'est exactement ce que nous avons remarqué pour les Vampyrelles du deuxième groupe.

La division s'observe assez fréquemment, mais la conjugaison est très rare.

Il n'y a pas formation de sporanges; on trouve seulement des kystes. La *Nuclearia simplex*, pour les former, contracte son protoplasma, l'épure en déposant autour d'elle en cou-

ches concentriques les grains d'amidon, résidus de la digestion ; ils sont englobés dans une substance muqueuse. Le protoplasma, finement ponctué de rouge, est recouvert directement par une membrane ; au centre se trouve le noyau.

Après quelques mois de repos, l'activité du protoplasma se réveille, il sort indivis par une ouverture du kyste. Quelquefois la *Nuclearia* perce la membrane du kyste de ses nombreux pseudopodes et l'emporte ensuite avec elle.

L'aspect et les dimensions de ce Rhizopode varient d'une façon étonnante avec la nourriture. Ainsi sur les Euglènes, la *Nuclearia simplex* ressemble à une seconde espèce, la *Nuclearia delicatula* Cnk.

M. Cienkowski a noté chez cette dernière la présence de plusieurs noyaux ; aurait-il interprété comme noyaux les germes endogènes dont nous avons reconnu le parasitisme ?

Heterophrys dispersa.

Le genre *Heterophrys* ne diffère du genre *Nuclearia* que par la présence autour du corps d'une zone transparente de protoplasma, qui est traversée par les pseudopodes.

La nutrition, dans l'*Heterophrys dispersa*, s'effectue comme dans le genre précédent ; les aliments consistent en protoplasma, grains d'amidon, corpuscules chlorophylliens ; mais on n'y rencontre jamais de Diatomées.

La division est difficile à observer ; le pont qui relie les deux extrémités, se sépare suivant une ligne brisée.

Il est probable que la conjugaison n'a pas lieu ; la zone de protoplasma est sans doute un obstacle à la fusion.

L'enkystement rappelle celui des *Nuclearia*. Le protoplasma commence par se débarrasser des résidus de la digestion ; sa couleur est rougeâtre ; les pseudopodes se retirent et la zone déchiquetée caractéristique se solidifie fortement.

Actinophrys sol.

La nutrition est déjà nettement différenciée. Qu'une proie

arrive au contact du corps, une Euglène par exemple; le protoplasma remonte de chaque côté, forme une cupule dans laquelle l'Euglène s'engage; elle est bientôt complètement entourée. Il se forme ainsi une cavité renfermant un liquide clair, dans laquelle s'effectue la digestion; c'est encore l'amidon qui se trouve digéré en dernier lieu et incomplètement.

La division et la conjugaison s'observent fréquemment.

Il faut noter — et c'est très important au point de vue auquel nous nous sommes placé — qu'il y a des colonies de quatre ou cinq individus provenant d'une *conjugaison*.

Les kystes sont à plusieurs membranes emboîtées comme chez les Vampyrelles; les résidus amylacés peuvent être abandonnés sur le côté, à l'extérieur. Souvent les deux ou trois membranes sont lisses; mais quelquefois la plus externe est treillissée. Le protoplasma est incolore; au centre du kyste se trouve le noyau.

Ces kystes, après un temps de repos plus ou moins long, livrent passage à un nouvel *Actinophrys*.

A priori, on serait disposé à croire que ces membranes sont formées par de la cellulose, la pénurie des matériaux nous a empêché de le constater.

Les relations des Vampyrelles s'établissent étroitement avec les Rhizopodes. On trouve en commun chez ces êtres la *forme*, le mode de *locomotion*, de *nutrition*, d'*enkystement*.

On y observe la *division*, la *conjugaison*. Le genre *Nuclearia* forme la transition des Vampyrelles au genre *Heterophrys* d'une part et de l'autre au genre *Actinophrys*.

Ce chapitre se relie donc intimement au premier.

Une nouvelle espèce d'*Heterophrys* est décrite sous le nom d'*Heterophrys dispersa;* sa description permet de préjuger que dans les Héliozoaires, nombre d'espèces doivent leur couleur verte à des corpuscules chlorophylliens étrangers, introduits comme aliments.

Enfin les faits qui concernent le développement de l'*Actinophrys sol* ont été rapidement étudiés.

CHAPITRE III

LES *Monadinæ zoosporæ*. — LEURS AFFINITÉS AVEC LES VAMPYRELLES

Pseudospora Nitellarum Cnk.

Ce parasite se rencontre surtout dans les cellules de *Nitella*; mais on le trouve fréquemment aussi à l'intérieur des cellules de *Spirogyra*, de *Cladophora*. Ce sont des sphères de protoplasma jaunâtre englobant les aliments par toute leur surface. La digestion s'effectue à l'intérieur du plasma.

Ces sphères à maturité se divisent superficiellement en une couche unique de zoospores, entourant une masse centrale de résidus. Ces résidus bleuissent par l'iode. Les zoospores sortent au travers de la mince pellicule de cellulose qui recouvre le sporange; leur forme est sphérique; elles possèdent à l'avant un long flagellum. Elles pénètrent à l'état amiboïde dans d'autres cellules ou elles forment de nouveaux sporanges.

Les kystes sont formés de plusieurs membranes emboîtées, entre lesquelles se trouvent abandonnés les résidus amylacés de la digestion. Le protoplasma est incolore; son activité ne se réveille qu'au bout de cinq à six mois.

Au bout de ce temps, le kyste produit une vingtaine de zoospores qui sortent au travers des membranes.

Cette espèce devra former le type du genre *Pseudospora*.

Dans ce même genre, on doit placer le *Pseudospora parasitica*.

Quant au *Pseudospora Volvocis*, il ne peut être conservé à sa place; nous établissons pour lui le genre *Barbetia*.

Nous proposons également le genre *Soretia* pour le *Monas amyli*.

Le mode de nutrition, la présence de la cellulose, la correspondance des formes dans les sporanges et les kystes condui-

sent à regarder les Monadinées comme ayant des affinités étroites avec les Vampyrelles.

Cependant la présence de zoospores flagellées suffit pour les classer à la base des Flagellates.

La famille des *Hydromyxacées* Kl., *Vampyrellées* V. Tieg., ne peut être conservée.

Le développement des kystes du *Pseudospora Nitellarum* a pu être obtenu ; ses kystes produisent des zoospores semblables à celles des sporanges.

Le *Minutularia destruens*, avec ses zoospores munies d'un flagellum, doit être placé dans les *Monadinæ;* mais la confusion dont ce parasite a été l'objet montre combien sont étroites les affinités des Monadinées avec les Chytridinées qui vont être étudiées dans la deuxième partie.

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE I

LES CHYTRIDINÉES. — LEURS AFFINITÉS AVEC LES *Monadinæ zoosporæ*.

Sphærita.

Ce genre a été établi pour des formations parasitaires que l'on rencontre à l'intérieur des Rhizopodes (*Nuclearia simplex*, *Heterophrys dispersa*) et chez un grand nombre de Flagellates (*Euglena viridis*, *Trachelomonas*, *Phacus*, etc.).

Au début ce sont de petites vésicules à contenu très clair; elles augmentent de volume, leur protoplasma s'épaissit et finalement se fragmente en un nombre considérable de corpuscules réfringents, ce sont les zoospores ; leur dimension est de 1,5 μ.

Les germes endogènes ressemblent à ce moment à des mûres, ce sont les sporanges. Les zoospores ont une forme légèrement allongée ; elles ont à l'avant un cil qui se recourbe

ensuite autour du corps; le mouvement est vif, saccadé et consiste quelquefois en une simple rotation sur place.

Les sporanges à maturité provoquent la désagrégation du protoplasma, si l'hôte est un Rhizopode, ou l'éclatement de la paroi si c'est une Euglène.

Les zoospores se débarrassent du mucus qui les englobe, sans que l'on puisse remarquer à ce moment l'existence d'une membrane.

Les kystes ont été rencontrés seulement chez les Euglènes, leur forme est sphérique. La membrane est épaisse et le contenu grossièrement granuleux et légèrement jaunâtre.

Il est bon de rappeler ici les raisons qui prouvent le parasitisme :

1° Le développement de ces formations, qui est tout à fait caractéristique d'une Chytridinée;

2° Le nombre variable de ces germes endogènes, leur état de développement différent dans le même Rhizopode, et surtout leur complète indépendance à l'égard du noyau;

3° La difficulté que l'on éprouve à les colorer;

4° La forme des zoospores, leurs mouvements saccadés;

5° L'ingestion de ces zoospores par les Rhizopodes; la tendance qu'ils montrent à se fixer sur les Euglènes;

6° La ressemblance complète de ces germes endogènes dans deux groupes aussi différents que les Rhizopodes et les Flagellates.

Le genre *Sphærita* doit être placé à la base de la famille des *Chytridinées;* il relie cette famille aux Monadinées par l'intermédiaire du genre *Minutularia* dont il ne diffère guère que par le mode de nutrition. Dans le genre *Sphærita* en effet, la nutrition s'opère par la surface.

En allant des formes les plus simples aux formes les plus élevées en organisation, au-dessus du genre *Sphærita,* on doit placer les genres *Olpidium* et *Olpidiopsis.*

Le début du développement est identique; les zoospores pénètrent dans le plasma de la cellule nourricière et digèrent par leur surface; plus tard les sporanges se recouvrent d'une

membrane de cellulose et émettent leurs zoospores au dehors par un cou qui perce la paroi de la cellule nourricière.

Il y a des kystes qui sont sphériques ou elliptiques; leur paroi est mamelonnée ou épineuse; ces kystes produisent après un certain temps de repos des zoospores.

Olpidium.

Les espèces que l'on doit faire rentrer dans le genre *Olpidium* sont: l'*Olpidium Brassicæ*, l'*Olpidium simulans*, l'*Olpidium endogenum*, l'*Olpidium entophytum*.

Il faut en retirer l'*Olpidium acuminatum*, qui représente les premiers développements d'un *Rhizidium;* l'*Olpidium zootocum*, qui forme le genre *Catenaria*.

Pour les espèces d'*Olpidiopsis*, on devra consulter les deux travaux de M. Max. Cornu et de M. A. Fischer.

Nous croyons que le genre *Phlyctidium* n'a aucune raison d'être; les espèces qui le composent rentreront soit dans le genre *Chytridium*, soit dans le genre *Rhizidium*.

Chytridium.

Les sporanges sont extérieurs à la cellule nourricière; quelquefois ils sont endogènes. La nutrition se fait par un filament radiculaire simple ou par un système de fines radicelles. Il y a une ou plusieurs papilles pour la sortie des zoospores. Ces zoospores sont sphériques, possèdent un noyau réfringent et traînent à l'arrière un long cil.

Il y a des kystes dont la paroi est formée de deux membranes.

On croyait jusqu'ici qu'un *Chytridium* pouvait digérer les aliments à son intérieur, ou qu'il pouvait se nourrir en se mettant par la pointe basilaire de son sporange en contact avec le protoplasma de la cellule nourricière; le parasite aurait été toujours exogène; mais nous avons vu, par la description du *Ch. helioformis*, qu'il y avait des espèces endogènes.

Depuis longtemps déjà, Cohn avait signalé la présence de racines à la base des sporanges du *Chytridium globosum*.

Dans le *Chytridium subangulosum* nous avons vu le protoplasma du parasite s'avancer en forme de cordon dans l'axe de l'Oscillaire ou du *Lyngbia*, digérer à sa surface, abandonner autour de lui les résidus et se retirer ensuite dans le sporange.

Dans un cas très défavorable sur une *Pinnularia*, les radicelles d'un sporange ont pu être colorées.

Si l'on vient à consulter la description qui a été faite du *Rhizidium Schenckii*, on voit que souvent les fines radicelles qui partent de la cellule nourricière sont cachées par des corpuscules chlorophylliens : on croirait alors avoir affaire à un *Chytridium*, tel que le *Chytridium Olla*.

Ces faits expliquent suffisamment pourquoi la diagnose du genre a été modifiée; il fallait le séparer nettement du genre *Olpidium* et du genre *Rhizidium* et appeler l'attention des naturalistes sur la façon dont s'effectue la nutrition.

Les espèces que l'on peut placer dans ce genre sont : le *Chytridium helioformis*, le *Chytridium Confervæ glomeratæ*, le *Chytridium Mastigotrichis*, le *Chytridium subangulosum*, le *Chytridium globosum*, le *Chytridium roseum*.

Le *Chytridium Olla* est fort probablement un *Rhizidium*.

Il faut attendre de nouveaux renseignements pour le *Chytridium Lagenula*, le *Chytridium Epithemiæ*, le *Chytridium cornutum*, etc.

Rhizidium.

Deux espèces étaient décrites : le *Rhizidium mycophilum* et le *Rhizidium intestinum*.

Le *Rhizidium mycophilum* est bien connu.

Rhizidium intestinum.

Cette espèce vit à l'intérieur du *Nitella;* elle atteint de grandes dimensions; la cellule nourricière mesure 5 μ; le sporange, 30 à 40 μ.

Elle peut affecter les rapports suivants avec l'Algue :

1° Toutes ses parties sont situées à l'intérieur de la cellule ; c'est le cas le plus fréquent; elle est endogène; dans ce cas les zoospores sortent à l'extérieur par un cou qui va percer la paroi de la Nitelle.

2° Le sporange seul est extérieur.

3° Le sporange et la cellule nourricière sont extérieurs; les radicelles pénètrent à l'intérieur de la cellule.

Dans ces deux derniers cas, l'ouverture de sortie se réduit à une papille.

Rhizidium Schenckii.

Cette nouvelle espèce avait été confondue jusqu'ici avec la précédente; elle en diffère par ses dimensions plus petites, le rapport invariable de position qu'elle présente avec l'Algue et la forme ovale des sporanges: son développement est remarquable, on dirait au début un *Olpidium;* plus tard, elle ressemble au *Chytridium Olla*, mais on peut s'assurer que de la base de la cellule nourricière part un filament qui se ramifie en nombreuses radicelles.

Le *Rhizidium Schenckii* a été obtenu sur les *Spirogyra*, sur un *Zygnema*, sur un *Closterium*, sur un *Cladophora* et sur un *Œdogonium*.

La germination des zoospores a été observée.

Rhizidium xylophilum.

Cette espèce vit sur les fibres libériennes immergées dans l'eau. Cet habitat est très défavorable à l'étude, la cellule nourricière se trouve masquée, ainsi que les racines. La germination des zoospores a été observée jusqu'au cinquième jour, elle rappelle exactement ce qui a lieu chez le *Rhizidium mycophilum* et le *Rhizidium Schenckii.*

Rhizidium Euglenæ.

Il est facile de s'expliquer les nombreuses incertitudes

auxquelles a donné lieu cette espèce. Le plus souvent, en effet, la cellule nourricière et les radicelles sont à l'intérieur de l'Euglène et ne peuvent être mises en évidence; on croirait avoir affaire à un *Chytridium*. Parfois cependant on peut voir à la base des sporanges le renflement duquel part le tronc des radicelles, c'est donc un *Rhizidium*.

Les sporanges sont ovales allongés, les zoospores sont très petites, 2 μ, et fort nombreuses; elles ont un noyau réfringent et traînent à l'arrière un long cil.

Les kystes sont sphériques, leur paroi est épaisse et de couleur brunâtre; elle est munie de légères proéminences; le protoplasma intérieur est fortement condensé en masses peu distinctes.

Le groupe des Rhizidiées comprend encore le genre *Polyphagus;* le lecteur pourra se reporter, pour la description du *Polyphagus Euglenæ*, à la fin du chapitre I de la 2e partie.

La famille des Chytridinées touche à sa base aux *Monadinées zoosporées* par le genre *Sphærita*, et à son sommet à la famille des Ancylistées par le genre *Cladochytrium*.

La théorie de Stein sur la reproduction des Flagellates par division du noyau en corpuscules reproducteurs doit disparaître; c'est un parasite de la famille des Chytridinées qui a donné lieu à cette erreur. Ce parasite (*Sphærita endogena*) se rencontre également chez les Rhizopodes.

Le genre *Chytridium* a pu être délimité par la considération du mode de nutrition; une espèce, le *Chytridium heliformis*, a été particulièrement étudiée.

Le genre *Rhizidium* contient maintenant six espèces : la germination des zoospores a été obtenue pour le *Rhizidium Schenckii* et le *Rhizidium xylophilum*. Le *Rhizidium Euglenæ* a permis de suivre la formation des kystes.

Enfin le *Polyphagus Euglenæ* a été décrit rapidement et comparé dans son développement au genre *Rhizidium*.

CHAPITRE II

ANCYLISTÉES

Dans cette famille, nous avons eu à étudier deux espèces : la première, le *Catenaria Anguillulæ* Sorok., n'avait encore été l'objet d'aucun travail permettant de la classer; la deuxième, l'*Ancylistes Closterii* est l'espèce qui a donné son nom à la famille.

Catenaria Anguillulæ.

Ce parasite attaque fréquemment les Anguillules, mais il est presque impossible de l'étudier d'une manière complète dans cet habitat. Il vaut mieux chercher à l'obtenir sur les Nitelles.

On peut distinguer alors : 1° une partie fructifère formée par des filaments renflés çà et là en sporanges; ces sporanges sont séparés ordinairement par deux cellules stériles; la ramification est dichotomique; 2° une partie végétative formée par de fines radicelles qui partent, soit des sporanges, soit des isthmes, c'est un système absorbant, très finement ramifié et fort difficile à apercevoir.

Les sporanges émettent leurs zoospores au dehors par des cous qui vont percer la paroi de la Nitelle ou de l'Anguillule; ces zoospores sont elliptiques et traînent à l'arrière un long cil; elles ne présentent point ce globule oléagineux réfringent si facile à voir dans les genres *Chytridium* et *Rhizidium*; elles sont formées d'une partie antérieure aqueuse et d'une autre partie condensée, très irrégulière, qui renferme de petites granulations réfringentes.

Ces zoospores germent d'une façon toute particulière : des deux pôles opposés partent un ou plusieurs filaments qui se ramifient bientôt sur une grande longueur. Ces germinations s'observent dans l'eau de la préparation.

Le *Catenaria Anguillulæ* Sorok. est unicellulaire; ce n'est qu'au moment de la reproduction que se forment les cellules

stériles par condensation du protoplasma dans les sporanges.

Sous le nom de *Pythium dichotomum*, nous avons signalé un organisme qui vit à l'intérieur des Nitelles en compagnie du *Catenaria*. Il est formé par de gros cordons de protoplasma oléagineux, ramifiés par dichotomie; sur leur trajet se trouvent des renflements qui contiennent un protoplasma granuleux à la surface et clair au centre. On pourrait considérer ces productions comme la phase sexuée du *Catenaria;* un examen plus attentif conduit à les rapprocher des *Pythium*, en attendant des observations plus complètes.

Ancylistes Closterii.

Cette espèce, la seule connue du genre, attaque les Clostéries; on l'y rencontre à l'état de gros filaments sans membrane qui sont disposés à l'intérieur suivant l'axe. Ces filaments simples ou rameux se recouvrent d'une membrane de cellulose et se divisent en cellules qui correspondent aux sporanges des êtres voisins. Au lieu de se diviser en zoospores, le protoplasma de chaque cellule sort au dehors par un cou qui perce la membrane de la Clostérie et s'allonge rapidement dans le milieu extérieur; à mesure qu'il avance, le plasma se sépare par une cloison de la partie qu'il vient de quitter. S'il rencontre une Clostérie, il se déverse à l'intérieur et recommence à se développer comme il vient d'être dit.

Après un certain temps, on observe une reproduction sexuelle. L'espèce est dioïque : les filaments mâles se divisent en cellules qui déversent leur contenu dans les cellules plus grosses du thalle femelle. De la fusion des deux plasmas résultent des oospores sphériques possédant une membrane mince extérieure, *exospore*, et une couche plasmatique intérieure, *endospore*. La condensation du protoplasma au moment de la formation des oospores produit une ou plusieurs cellules stériles intercalaires dans les filaments femelles.

Les oospores peuvent germer au bout de trois mois de culture environ, mais elles peuvent aussi rester beaucoup plus

longtemps sans éprouver de changements notables; elles se comportent en germant à la façon des cellules que nous avons vu représenter les sporanges.

Les Ancylistées se rattachent directement aux Chytridinées par le genre *Catenaria;* le genre *Ancylistes,* d'un autre côté, conduit aux Péronosporées.

Le *Catenaria Anguillulæ* Sorok. a été identifié avec le *Chytridium zootocum* A. Br.

L'*Achlyogeton? rostratum* Sorok. paraît n'être qu'une forme du *Catenaria.*

Il en est de même du *Chytridium macrosporum* Now.

Enfin le cycle du développement de l'*Ancylistes* se trouve être complet par suite de l'étude de la germination des oospores.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Le règne animal et le règne végétal convergent vers une forme simple, plasmatique; les différents groupes inférieurs s'y rattachent par des modifications insensibles; à chaque règne cependant correspond une différence fondamentale dans le mode de nutrition.

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche XI.

Vampyrella Euglenæ, sp. nov. (fig. 1-13).

Grossissement 580 fois.

Fig. 1. Zoospore sphérique avec quelques rares pseudopodes.

Fig. 2. Zoospore beaucoup plus grosse possédant deux vacuoles.

Fig. 3. Début de la fixation d'une zoospore sur une Euglène E. La Vampyrelle forme une protubérance, de laquelle son protoplasma s'étend en couche mince autour de l'Euglène.

Fig. 4. Une partie de l'Euglène E a déjà disparu, digérée par la Vampyrelle.

Fig. 5. Il ne reste plus qu'une masse de résidu R.

Fig. 6. Le protoplasma du sporange s'est divisé en trois zoospores. L'une d'elles sort par une ouverture de la paroi en s'étirant fortement.

Fig. 7. Une Vampyrelle en train de se diviser.

Fig. 8 et 9. Conjugaison de deux zoospores.

Fig. 10. Une Euglène E attaquée par deux Vampyrelles.

Fig. 11. Le sporange qui en résulte. — R, résidu.

Fig. 12. Une Euglène attaquée par quatre Vampyrelles.

Fig. 13. Le kyste sphérique de la *Vampyrella Euglenæ*. — Entre les deux membranes se trouvent les résidus de la digestion R. La membrane extérieure du kyste ne possède pas toujours de protubérance.

Vampyrella vorax Cnk. (fig. 14-18).

Grossissement 580 fois.

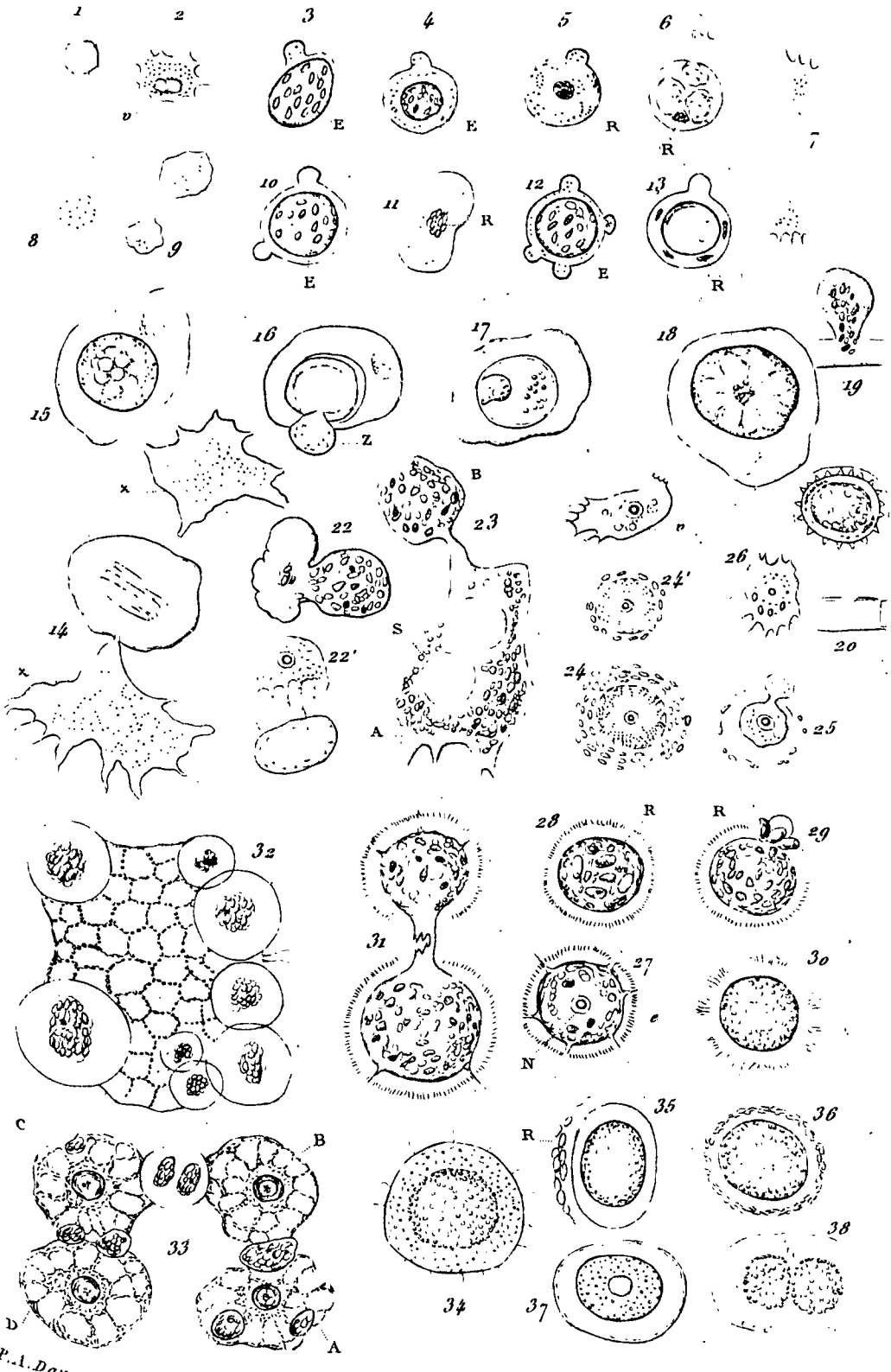
Fig. 14. Un sporange vide de *V. vorax*. — Les deux zoospores *z* viennent de sortir, abandonnant les enveloppes des Diatomées qui ont servi à la nutrition.

Fig. 15. Un kyste renfermant de nombreuses vacuoles.

Fig. 16. Sortie d'une zoospore Z. — Le protoplasma intérieur du kyste se retire fortement de la paroi; il renferme une grande vacuole.

Fig. 17. Le même, trois jours après. — Deux zoospores sont encore sorties, et la dernière abandonne dans le kyste quelques résidus granuleux brun rougeâtre.

Fig. 18. Aspect d'un sporange avant la formation des vacuoles. — Au centre, se trouve une masse granuleuse foncée qui se relie par des traînées à la couche superficielle.



P. A. Dangeard del.

Pierre sc.

Vampyrella Euglenæ (1-13). - V. vorax (14-17). - V. pendula (18-20). - Nuclearia simplex (21-26).

Vampyrella pendula Cnk. (fig. 19-20).

Grossissement 580 fois.

Fig. 19. Zoospore pendant la nutrition, elle attire à son intérieur tout le contenu d'une cellule d'*Œdogonium*.

Fig. 20. Kyste pédicellé de *Vampyrella pendula*. — La membrane extérieure est d'une grande minceur; la deuxième membrane est épaisse et munie d'aspérités coniques; la troisième membrane entoure directement le protoplasma; ce dernier est jaune rougeâtre et quelquefois grossièrement granuleux.

Nuclearia simplex (fig. 21-26).

Fig. 21. Individu jeune. — Le protoplasma est presque incolore, il renferme quelques petites vacuoles *v;* au centre, se trouve le noyau, composé d'une zone claire extérieure et d'un nucléole réfringent. Grossissement 580 fois.

Fig. 22. *Nuclearia simplex* venant d'absorber le contenu d'une *Euglena viridis;* elle se trouve par suite colorée en vert. Grossissement 580 fois.

Fig. 22. *Nuclearia simplex* attaquant un Infusoire. Grossissement 580 fois.

Fig. 23. Conjugaison de deux individus : l'un d'eux, A, est très gros et renferme deux formations parasitaires S (*Sphærita endogena*), le second, B, est est beaucoup plus petit. (Lorsque la *Nuclearia simplex* se nourrit d'Euglènes, elle acquiert des dimensions extraordinaires qui pourraient la faire prendre pour une nouvelle espèce, si l'on ne suivait son développement.) Grossissement 390 fois.

Fig. 24. Un kyste de *Nuclearia simplex*. — En se contractant, le protoplasma a abandonné autour de lui, en couches concentriques dans une substance muqueuse, des grains d'amidon plus ou moins digérés; il s'est ensuite recouvert d'une membrane. Le contenu du kyste est finement ponctué de rouge. Au centre, se trouve le noyau. Grossissement 580 fois.

Fig. 24. Kyste entouré seulement de quelques résidus. Grossissement 580 fois.

Fig. 25. *Nuclearia simplex* sortant du kyste. Grossissement 580 fois.

Fig. 26. La même, quelque temps après la sortie. Grossissement 580 fois.

Heterophrys dispersa, sp. nov. (fig. 27-31).

Fig. 27. *Heterophrys dispersa*. — *e*, enveloppe déchiquetée de protoplasma incolore, traversée par les pseudopodes; N, noyau. Dans le protoplasma se trouvent des matières nutritives qui le colorent en vert.

Fig. 28. *Heterophrys dispersa* ayant retiré ses pseudopodes; les résidus de la digestion forment quatre ou cinq grosses masses brun rougeâtre.

Fig. 29. Expulsion de ces résidus à travers la zone incolore.

Fig. 30. Kyste d'*Heterophrys dispersa*. — Le protoplasma est ponctué de rouge. La zone extérieure, incolore, s'est solidifiée en restant épineuse.

Fig. 31. Division d'un *Heterophrys*. — La rupture définitive n'a pas lieu par amincissement du pont de protoplasma, comme dans les Vampyrelles et les *Nuclearia*, il se produit une découpure au milieu.

Actinophrys sol Ehr. (fig. 32-38).

Grossissement 580 fois:

Fig. 32. Colonie d'*Actinophrys* renfermant huit cavités digestives; dans chacune se trouve une Euglène plus ou moins complètement digérée.

Fig. 33. Séparation des quatre individus d'une colonie; au centre de chacun d'eux se trouve un noyau bien visible. Les pseudopodes ont été supprimés.

Fig. 34. *Actinophrys sol* s'enkystant.

Fig. 35. Kyste complètement formé. — R, résidus amylacés.

Fig. 36. Kyste à membrane extérieure treillissée.

Fig. 37. Kyste dont le noyau s'est coloré exclusivement, par hasard, sous l'action du picro-carmin.

Fig. 38. Kyste double d'*Actinophrys sol*.

PLANCHE XII.

Pseudospora Nitellarum Cnk. (fig. 1-13).

Grossissement 580 fois.

Fig. 1. Cellule de *Spirogyra* renfermant cinq jeunes sporanges du *Pseudospora Nitellarum*.

Fig. 2. Sporange dont la surface montre un réseau de granules.

Fig. 3. Formation des zoospores : la couche superficielle du sporange s'éclaircit, se sépare des résidus et se mamelonne.

Fig. 4. Les zoospores *z* sont différenciées en une couche unique autour d'un résidu central; elles sortent peu de temps après au travers de la mince pellicule du sporange.

Fig. 5. *a*, zoospore portant un long flagellum; *b* et *c*, zoospore dont le contour devient irrégulier.

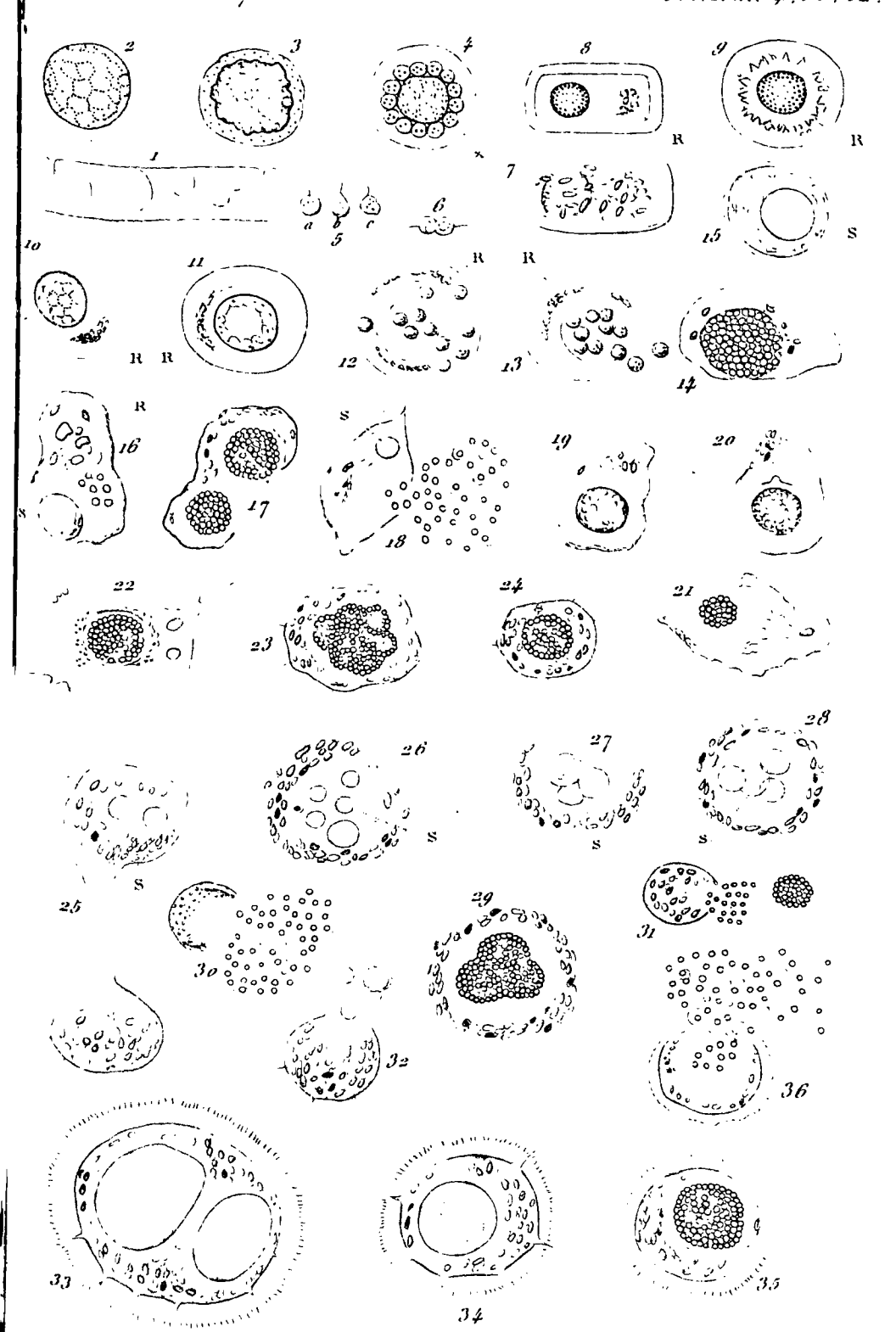
Fig. 6. Division d'une zoospore s'effectuant comme chez les *Monas*.

Fig. 7. Formation d'un kyste. Le protoplasma s'est condensé en un point, abandonnant les résidus autour de lui.

Fig. 8. Un kyste montrant une épaisse membrane extérieure. Le protoplasma intérieur est incolore. — R, résidus.

Fig. 9. Kyste dans lequel se trouve une membrane intermédiaire présentant de nombreuses aspérités. — R, résidus.

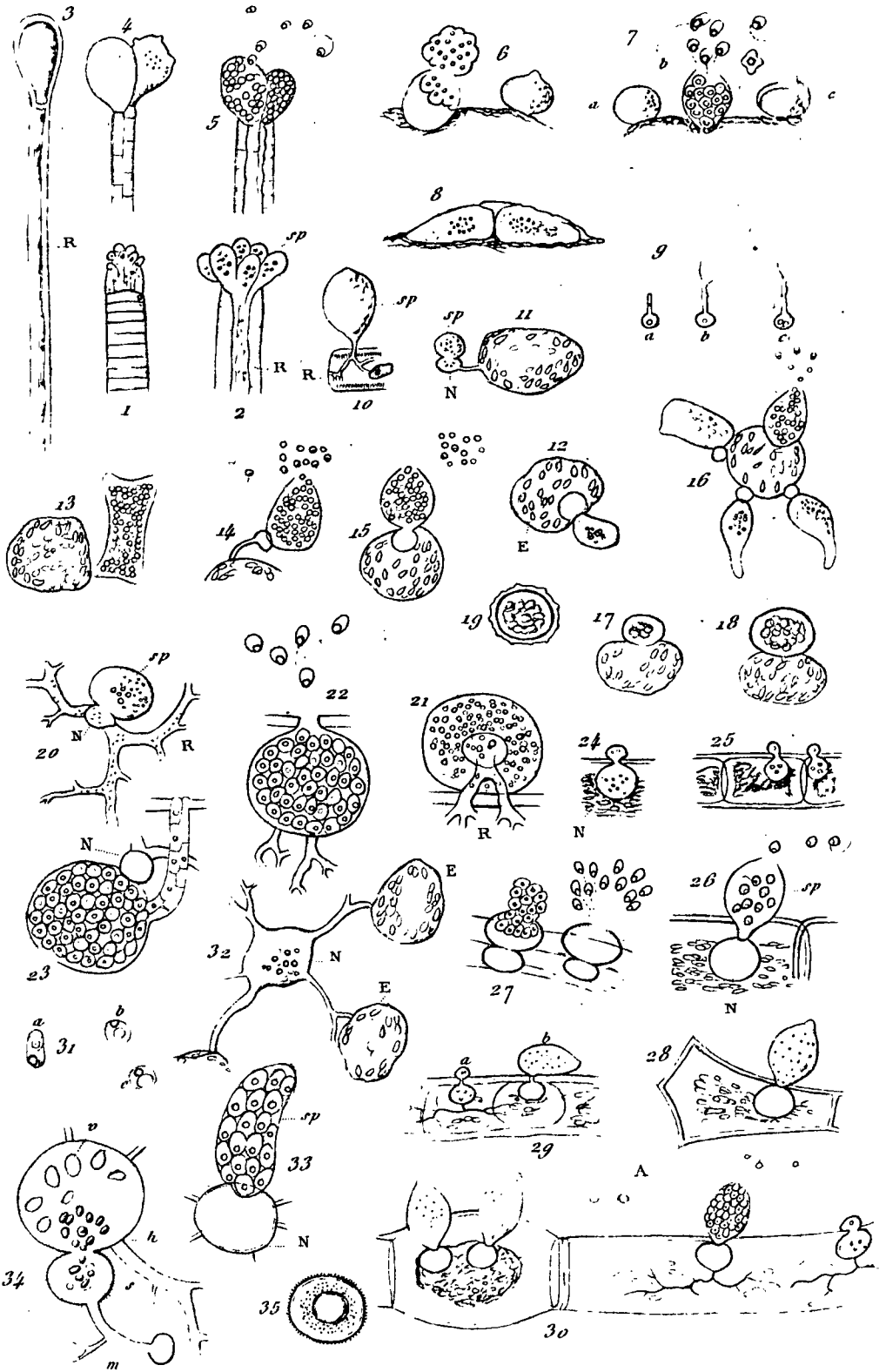
Fig. 10. Début de la germination des kystes; on voit se former le réseau superficiel de granules. — R, résidus.



P. A. Dangeard del.

Pierre sc.

Pseudospora Nitellarum (1-13). — Spharita endogena (14-36)



P.A. Dangeard del. Pierre sc.

Rhizidiées.

Fig. 11. Le protoplasma se mamelonne. — R, résidus.

Fig. 12. Un kyste à trois membranes, renfermant des zoospores dont quelques-unes ont déjà franchi les deux premières membranes. — *R*, résidus.

Fig. 13. Sortie des zoospores. — R, résidus.

Sphærita, gen. nov.

Sphærita endogena (fig. 14-36).

Grossissement 580 fois.

Fig. 14. *Euglena viridis* renfermant un sporange du *Sphærita;* les zoospores sont formées.

Fig. 15. Kyste d'*Euglena viridis* avec sporange S.

Fig. 16. S, sporange peu avancé. Quelques zoospores provenant d'un deuxième sporange se trouvent encore à l'intérieur de l'Euglène. — R, résidus.

Fig. 17. Deux sporanges au même état de développement, sur la même Euglène.

Fig. 18. Sortie des zoospores. — S, sporange jeune. Les zoospores sont légèrement allongées et possèdent à l'avant un cil fortement recourbé.

Fig. 19-20. Kystes de *Sphærita endogena.*

Fig. 21. *Euglena viridis* déformée par la présence du parasite.

Fig. 22 et 24. Sporanges avec zoospores dans la *Nuclearia simplex.*

Fig. 23. Plusieurs sporanges accolés.

Fig. 25. Division d'une *Nuclearia;* une des parties renferme deux jeunes sporanges.

Fig. 26, 27, 28. États divers du développement du parasite, observés en profitant de la facilité avec laquelle éclatent les *Nuclearia.* — S, sporanges.

Fig. 29. Trois sporanges accolés.

Fig. 30. Sortie des zoospores.

Fig. 31. Ingestion de zoospores immobiles par une *Nuclearia.*

Fig. 32. Une *Nuclearia* attirant à elle deux jeunes vésicules de *Sphærita.*

Fig. 33, 34, 35, 36. *Heterophrys dispersa.* — Le *Sphærita endogena* se montre avec les mêmes caractères dans cette espèce de Rhizopode.

Planche XIII.

Chytridium subangulosum A. Br. (fig. 1-5).

Grossissement 580 fois.

Fig. 1. Début de la germination des zoospores sur un filament de *Lyngbya æstuarii.*

Fig. 2. Germination plus avancée. — *Sp*, ampoules qui formeront les sporanges; R, filaments radiculaires des zoospores.

Fig. 3. L'ampoule du parasite et son prolongement radiciforme R, colorés indépendamment de l'Algue, qui est ici une Oscillaire.

Fig. 4. Oscillaire portant deux sporanges, dont l'un présente trois papilles.

Fig. 5. Deux sporanges ayant formé leurs zoospores. — Dans celui de gauche, les zoospores sortent l'une après l'autre en traînant leur cil à l'arrière. Sur le *Lyngbya æstuarii*.

Chytridium xylophilum Max. Cornu (fig. 6-9).

Grossissement 580 fois.

Fig. 6. Deux sporanges développés sur des fibres libériennes : dans l'un, les zoospores sortent en masse; l'autre est moins avancé, on y voit nettement la papille de sortie terminale.

Fig. 7. Trois sporanges. — *b*, sortie des zoospores; *a*, sporange moins avancé; *c*, sporange dans lequel le protoplasma ne remplit pas complètement tout l'espace.

Fig. 8. Deux sporanges engagés dans les fibres, et ayant subi par ce fait des déformations.

Fig. 9. Germination des zoospores. — *a*, le premier jour; *b*, le troisième jour; *c*, le cinquième jour.

Le développement de cette Chytridinée permet de la placer dans le genre *Rhizidium*.

Chytridium, sp. ind. (fig. 10).

Fig. 10. Un *Chytridium* sur Diatomée (*Pinnularia*). — On voit les filaments radiculaires R partant de la base de l'ampoule *Sp*. Grossissement 580 fois.

Rhizidium Euglenæ (fig. 11-19).

Grossissement 580 fois.

Fig. 11. E, Euglène; *Sp*, sporange; N, renflement basilaire ou cellule nourricière munie d'un filament radiculaire qui va se ramifier à l'intérieur de l'Euglène.

Fig. 12. Jeune sporange avec cellule nourricière à l'intérieur de l'Euglène E (forme *Chytridium*).

Fig. 13. Sporange renfermant un grand nombre de zoospores; il présente trois protubérances (forme *Chytridium*).

Fig. 14. Sortie des zoospores par un pore terminal (forme *Rhizidium*).

Fig. 15. Sortie des zoospores (forme *Chytridium*).

Fig. 16. Plusieurs sporanges sur la même Euglène.

Fig. 17-18. Développement d'un kyste.

Fig. 19. Un kyste mûr avec sa paroi munie d'aspérités et son contenu grossièrement granuleux.

Rhizidium intestinum Sch. (fig. 20-23).

Grossissement 580 fois.

Fig. 20. Individu jeune. — *Sp*, sporange; N, cellule nourricière; R, système radiculaire.

Fig. 21. Sporange et cellule nourricière développés à l'extérieur d'une cellule de *Nitella*. — Les radicelles R seules pénètrent à l'intérieur. Dans le sporange se trouvent de nombreuses gouttes d'huile.

Fig. 22. Sortie des zoospores. — Le sporange est dans la cellule de *Nitella*.

Fig. 23. Sporange renfermant de nombreuses zoospores. Il présente un cou très long. — N, cellule nourricière.

Rhizidium Schenckii, sp. nov. (fig. 24-30).

Grossissement 580 fois.

Fig. 24. Développement du parasite sur un *Spirogyra*. — La zoospore est restée extérieure, mais elle a envoyé à l'intérieur de l'Algue un prolongement qui s'est renflé en cellule nourricière N. Le système radiculaire est masqué.

Fig. 25. État un peu moins avancé sur un *Zygnema*. — Dans le protoplasma clair se trouvent quelques granules brillants.

Fig. 26. Sortie des zoospores. — *Sp*, sporange; N, cellule nourricière. Sur un *Spirogyra*.

Fig. 27. Deux sporanges du même parasite sur un *Closterium*.

Fig. 28. Sporange immédiatement avant la différenciation des zoospores. Sur un *Bulbochæte*.

Fig. 29. Début d'une germination *a*. — *b*, sporange anatrope mûr sur un *Cladophora* attaqué déjà par le *Pseudospora Nitellarum*.

Fig. 30. Il y a quatre sporanges, dont deux montrent un système radiculaire très développé. — Sur un *Œdogonium*. En A, germination des zoospores dans l'eau.

Polyphagus Euglenæ Now. (fig. 31-35).

Fig. 31. *a*, zoospore grossie environ 850 fois. On distingue à l'extrémité antérieure un espace vacuolaire, au centre un noyau et en bas, à l'insertion du cil, un fort globule oléagineux; *b* et *c*, germination d'une zoospore.

Fig. 32. Germination plus avancée. — La spore N a augmenté considérablement de volume, et de la surface rayonnent des filaments radiculaires qui vont chercher la nourriture à l'intérieur d'Euglènes E.

Fig. 33. La spore N a vidé son protoplasma à l'extérieur sous la forme d'un sporange *Sp*, dans lequel on remarque de nombreuses zoospores. La sortie se fait par un pore au sommet.

Fig. 34. Formation de l'œuf. — Le protoplasma du thalle mâle *m* est venu se mettre au contact du protoplasma femelle. Il s'est produit en cet endroit un renflement sphérique dans lequel se mélangent les deux plasmas pour former l'œuf *s*. Dans le protoplasma femelle, on voit des vacuoles *v* et des gouttes d'huile *h*.

Fig. 35. Œuf mûr avec sa paroi munie de petites épines. On voit à l'intérieur une grosse goutte d'huile.

Planche XIV.

Ancylistes Closterii Pft. (fig. 1-10).

Fig. 1 et 2. *Ancylistes* à l'intérieur des Clostéries. Il se présente sous l'aspect de cordons rameux non recouverts d'une membrane. Les ramifications se produisent principalement près du noyau N.

Fig. 3. Portion d'un cordon qui s'est recouvert d'une membrane et divisé en cellules; chacune de ces cellules émet un cou qui perce la paroi de la Clostérie et s'allonge au dehors. — En A, le protoplasma a déjà, dans son trajet, formé deux cloisons derrière lui. Grossissement 580 fois.

Fig. 4. Formation de l'œuf. — L'un des filaments *m* est mâle; son protoplasma est passé par les perforations *i*, *i'*, *i''*, *i'''*, dans les cellules des deux filaments femelle *f* et *f'*; *o*, *o'*, *o''*, *o'''*, points où se formeront les oospores. Grossissement 580 fois.

Fig. 5. Le protoplasma du filament mâle se déverse dans les filaments femelles *f* et *f'* par un tube de communication. — Dans le filament *f*, il y a deux oospores formées; entre elles se trouve une cellule stérile intercalaire. Dan le filament *f'*, le mélange des deux plasmas n'est pas effectué complètement. Grossissement 580 fois.

Fig. 6. Oospore avec deux membranes : l'une exospore cellulosique, l'autre endospore plasmatique. Grossissement 580 fois.

Fig. 7. Oospore un peu avant la germination. Grossissement 580 fois.

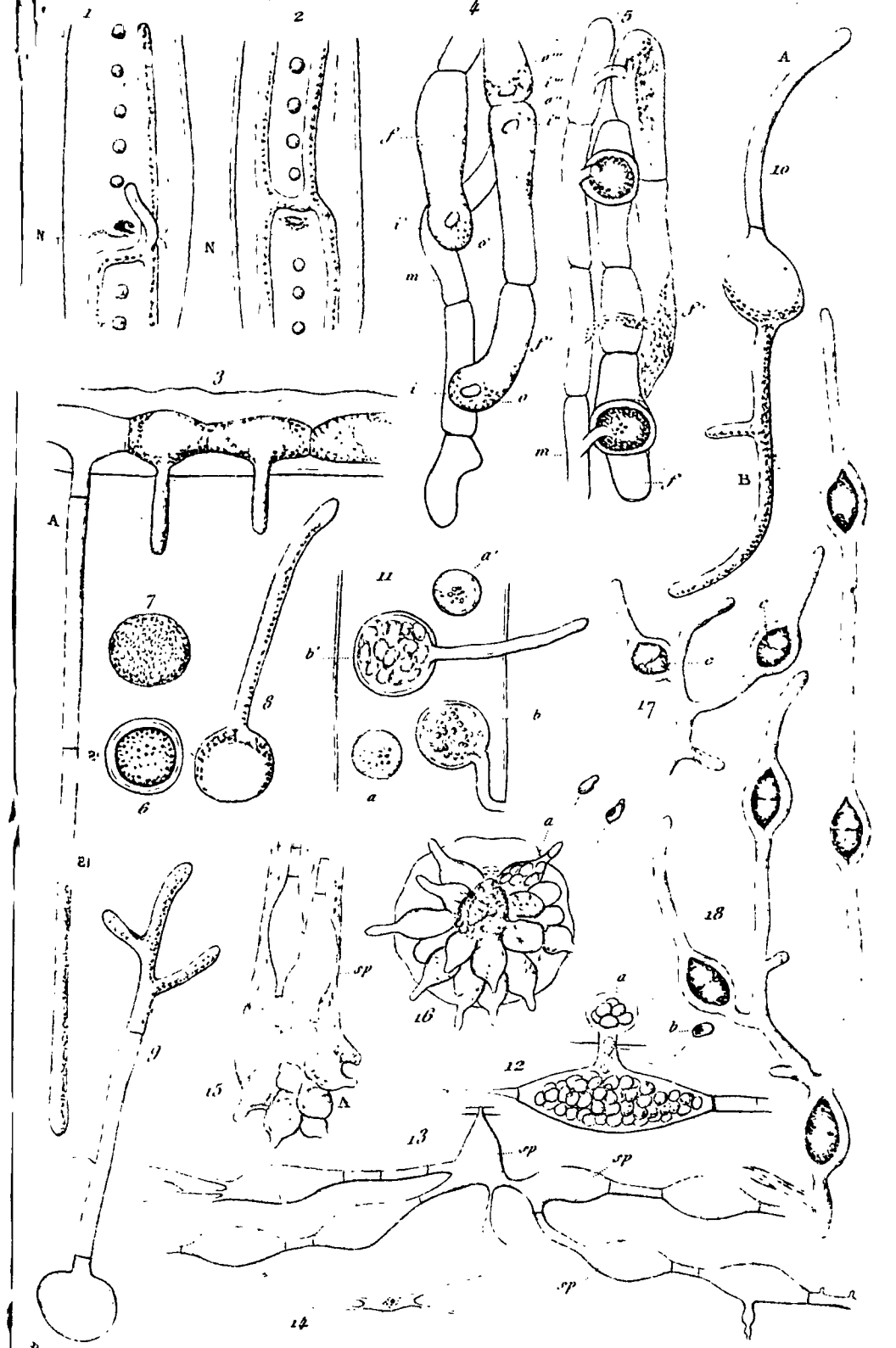
Fig. 8. Oospore germant. Grossissement 580 fois.

Fig. 9. Un filament germinatif rameux. Grossissement 580 fois.

Fig. 10. Le protoplasma de l'oospore est d'abord sorti vers A; il est rentré et a fait irruption au pôle opposé B. Grossissement 580 fois.

Olpidium entophytum A. Br. (fig. 11).

Fig. 11. *a* et *a'*, premiers débuts du développement d'un sporange; *b* et *b'*, sporanges ayant formé leurs cous pour la sortie des zoospores. Sur *Vaucheria*.



Aneylistes Closterii (1-10). — Olpidium entophytum (11)
Catenaria anguillulæ (12-15). — Pythium dichotomum (17-18).

Catenaria Anguillulæ Sorok. (fig. 12-16).

Fig. 12. Sporange observé sur une Anguillule; les premières zoospores s'arrêtent quelques secondes à l'ouverture englobées dans du mucus *a*; *b*, zoospore avec son cil. Grossissement 580 fois.

Fig. 13. Un thalle de *Catenaria* présentant de nombreux sporanges vides *sp*, des cellules stériles intercalaires et des filaments radiculaires R. Sur la plupart des sporanges se voit encore le cou qui a servi à la sortie des zoospores. Sur la *Nitella tenuissima*. — Cette figure a été dessinée d'abord au grossissement de 580 et réduite de moitié environ. On peut se rendre compte des dimensions par les chiffres suivants : longueur des sporanges, 32 μ; largeur, 20 μ.

Fig. 14. Germination d'une zoospore. Grossissement 580 fois.

Fig. 15. Extrémité d'Anguillule attaquée par le *Catenaria*. — *sp*, sporanges vides. En A, les sporanges soulèvent la paroi pour former leurs cous. Grossissement 580 fois.

Fig. 16. Œuf de Rotifère attaqué par un parasite ressemblant au *Chytridium gregarium* Now. — En *a*, sortie des zoospores. Grossissement 580 fois.

Nota. — Ayant observé dans quelques cas des filaments radiculaires, nous nous demandons si ce parasite ne serait point l'une des formes du *Catenaria Anguillulæ*, par exemple celle de la figure 15, même planche.

Pythium dichotomum, sp. nov. (fig. 17-18).

Fig. 17 et 18. Filaments ramifiés d'un parasite de la *Nitella tenuissima;* ils sont renflés çà et là en *conidies c*, renfermant un protoplasma granuleux vers la la surface et, au centre, une ou deux vacuoles. Grossissement 580 fois.

REVISION

DES

NOSTOCACÉES HÉTÉROCYSTÉES

CONTENUES

DANS LES PRINCIPAUX HERBIERS DE FRANCE

Par MM. Ed. BORNET et Ch. FLAHAULT

(DEUXIÈME FRAGMENT)

Sub-tribus III. RIVULARIACEÆ Kützing

Phycologia generalis, p. 235.

1. *Eurivulariæ.*

VII. — Isactis Thuret

Essai de classification des Nostochinées, p. 11, 1885 (*Ann. des sc. nat.*, 6e série, Bot., I, p. 382).

Rivularia, Physactis, Dasyactis, Mastichonema, Zonotrichia spec.

Thallus planus, crustaceus, orbicularis, tenuis, pagina inferiori adnatus, ambitu crescens. Fila parallela erecta simplicia, rarius parce pseudo-ramosa. Heterocystæ basilares. Sporæ ignotæ. Plantæ marinæ.

Thuret a fondé le genre *Isactis* pour les Rivulaires dont les filaments, presque toujours simples, sont rangés parallèlement dans toute l'étendue du thalle. Dans les vraies Rivulaires, les filaments sont toujours rameux et rayonnent d'un centre commun. Il arrive bien que certaines Rivulaires (*R. Biasolettiana* par exemple) constituent des frondes planes fort étendues. Mais il suffit de pratiquer une coupe verticale à travers le

thalle de ces plantes pour s'assurer qu'il résulte de la confluence d'un grand nombre de thalles partiels dont la structure rayonnante est parfaitement distincte. L'importance de cette distinction nous semble avoir été méconnue par M. Kirchner (1) et par M. Wolle (2), qui ont placé dans le genre *Isactis* le *Zonotrichia fluviatilis* Rabenhorst, qui est un véritable *Rivularia* et ne nous paraît aucunement distinct du *Rivularia hæmatites* Agardh.

Les *Isactis* ont beaucoup de ressemblance avec le *Calothrix Contarenii;* mais leur thalle est généralement moins épais et, en outre, leurs filaments sont empâtés dans un mucilage général qui n'existe pas chez les *Calothrix*.

1. I. plana Thuret

Essai de classification des Nostochinées, p. 11 (*Ann. des sc. nat.*, 6ᵉ série, Bot., , p. 382, **1875**; Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, II, p. 163; — Farlow, *Marine Algæ of New-England*, p. 39; — Hauck et Flahault in Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsiccatæ*, nº 585!; — Hauck in Rabenhorst's *Kryptogamenflora von Deutschland*, Meeres-Algen, p. 499, fig. 218.

RIVULARIA PLANA Harvey in Hooker's *British Flora*, II, pars I, p. 394, **1833**; *Manual of the British marine Algæ*, p. 152; — Desmazières, *Plantes cryptog. de France*, sér. I, fasc. I, nº 8; fasc. XVII, nº 808!; — Crouan, *Algues mar. du Finistère*, nº 334!

PHYSACTIS ATROPURPUREA Kützing, *Diagnosen und Bemerkungen zu 73 neuen Algenspecies* (öffentliche Prüfung sämmtlicher Klassen der Realschule zu Nordhausen), p. 9, **1843**.

PHYSACTIS OBDUCENS Kützing, *Diagnosen und Bemerkungen zu 73 neuen Algenspecies* (öffentliche Prüfung sämmtlicher Klassen der Realschule zu Nordhausen), p. 9, **1843**.

DASYACTIS PLANA Kützing, *Tabulæ phycol.*, II, p. 23, tab. 73, fig. I, **1850-52**, e specim. auth. in herb. Lenormand! — Crouan, *Florule du Finistère*, p. 116.

RIVULARIA ATROPURPUREA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 209, **1865**.

MASTIGONEMA PLANA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 226, **1865**.

RIVULARIA INVESTIENS Crouan in Lloyd, *Algues de l'Ouest de la France*, nº 301!, **1860**.

RIVULARIA SACCORHIZÆ Crouan in Lloyd, *Algues de l'Ouest de la France*, nº 302!, **1860**.

DASYACTIS SACCORHIZÆ Crouan, *Florule du Finistère*, p. 116, **1867**; e specim. auth. in herb. Crouan !.

DASYACTIS FISSURATA Crouan, *Florule du Finistère*, p. 116, **1867**, e specim. auth. in herb. Crouan !.

ZONOTRICHIA PACHYNEMA Ardissone et Strafforello, *Enumerazione delle Alghe di Liguria*, p. 79, **1877**, e specim. auth. ! — (non Rabenhorst).

Fronde viridi-fuscescente vel nigricante, exsiccatione in pluribus colorem atropurpuream induente; filis basi decumbentibus, usque ad semimillimetrum altis, confertis; vaginis

(1) *Kryptogamenflora von Schlesien*, Algen, p. 223, 1878.
(2) *Bulletin of Torrey Club*, 1881, p. 38.

arctis hyalinis, nonnunquam luteis, vix distinctis; trichomatibus 7-9 μ crassis, ærugineis vel viridi-violaceis, in pilum tenuissimum longe productis; cellulis diametro brevioribus.

Var. α. **plana** : fronde vix zonata, filis subsimplicibus, cohærentibus (v. v.).

Var. β. **fissurata** : fronde zonata, filis pseudo-ramosis arcte cohærentibus; præcipue saxicola (v. v.).

Hab. ad Algas majores, lapides, saxa et conchas submersas, in mari Atlantico!, mediterraneo! et adriatico (Hauck!), et ad littora Americæ borealis (Farlow!).

SPECIES EXCLUDENDA

Isactis fluviatilis Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, p. 223, 1878. = *Rivularia hæmatites* Agardh.

VIII. — Rivularia (Roth) Agardh

Systema Algarum, p. 19, 1824, pro parte; — Thuret, *Essai*, etc., p. 5.

Batrachospermum, Ulva, Chætophora, Linckia, Clavatella, Schizosiphon, Diplotrichia, Limnactis, Ainactis, Heteractis, Geocyclus, Zonotrichia, Euactis, Physactis, Dasyactis, Amphithrix spec.

Thallus hemisphæricus, globosus vel inflato-lobatus cavus, interdum in stratum indefinitum confluens. Fila e centro radiantia, repetite pseudo-ramosa. Heterocystæ basilares. Sporæ nondum notæ. Plantæ marinæ, subsalsæ, rarius aquæ dulcis.

Le genre *Rivularia* a été établi par Roth (*Catalecta botan.*, p. 212, 1797) pour un *Chætophora* et un *Hydrurus;* plus tard seulement (*Cat. bot.*, III, p. 332, 1806) l'auteur y fit entrer de véritables Rivulaires (*R. dura*, p. 338, et *R. atra*, p. 340) et des *Glœotrichia*. C. Agardh ne conserva dans le genre *Rivularia* que les espèces ayant la même structure générale, mais il ne distingua pas les *Rivularia* et les *Glœotrichia*. C'est son fils, M. J. Agardh (*Algæ maris Mediterranei*, p. 9, 1842) qui, séparant les deux genres confondus par son prédécesseur, a donné au genre *Rivularia* des limites à peu près semblables à celles que nous lui attribuons ici. Nous n'avons pu conserver les genres *Zonotrichia* et

Diplotrichia que M. J. Agardh a fondés aux dépens des *Rivularia*, non plus que les nombreux genres proposés par M. Kützing. Ces genres ne reposent que sur des particularités dépendant de l'âge et du développement de la plante et qu'on observe souvent dans un seul et même individu. Les espèces de *Rivularia* sont du reste tellement voisines les unes des autres qu'il est impossible de les diviser même en sections. Actuellement le genre *Rivularia* lui-même ne se distingue guère du *Glœotrichia* que par un caractère négatif, l'absence de spores. Jusqu'à présent, en effet, on n'a rencontré les spores d'aucune espèce soit marine, soit d'eau douce. Dans deux ou trois espèces, parmi lesquelles se trouve le *Rivularia minutula* (*R. radians* Thuret), M. Borzi a constaté la présence de conidies. Ces conidies se multiplient à la manière des *Chroococcus* et des *Glœocapsa* et sont susceptibles de s'enkyster comme ces derniers. Après un temps plus ou moins long les cellules des colonies évoluent en filaments de Rivulaires (Borzi, *loc. cit.*, 1882, p. 295).

Le thalle des Rivulaires est souvent occupé par des parasites entre lesquels nous signalerons diverses Chytridiées, un *Schizochlamys*, des *Calothrix*, etc.

SPECIERUM CLAVIS ANALYTICA

§. Thallus solidus.

A. Plantæ (adultæ) calce induratæ.

α. Plantæ aquæ dulcis; thallus globosus.

* Thallus ad centrum solummodo induratus, haud zonatus.

Trichomata 4-9 μ crassa; vaginæ arctæ continuæ..... 1. *R. dura.*

Trichomata 9-12,5 μ crassa; vaginæ dilatatæ, multipliciter ocreatæ..... 2. *R. minutula.*

** Thallus fere usque ad superficiem induratus, concentrice zonatus.

Trichomata 8-12 μ crassa, pilo brevi et crasso; vaginæ sæpius luteolæ vel fuscæ..... 3. *R. rufescens.*

Trichomata 4-7,5 μ crassa, pilo longiori et tenui; vaginæ hyalinæ fragiles, lumen valde refringentes..... 4. *R. hæmatites.*

β. Planta aquæ subsalsæ. Thalli hemisphærici confluentes, demum late expansi..... 5. *R. Biasolettiana.*

B. Plantæ calce non induratæ.

α. Planta marina..... 6. *R. atra.*

β. Plantæ aquæ dulcis.

Thallus durus, millim. haud superans; trichomata 3-7 μ crassa..... 7. *R. Beccariana.*

Thallus gelatinosus, difformis, lobatus, centimetrum crassus; trichomata 7-9 μ crassa..... 8. *R. Vieillardi.*

§§. Thallus (adultus) cavus.

A. Thallus firmus, pressione haud secedens; vaginæ vix distinctæ. Fila conferta concreta.

α. Planta aquæ subsalsæ, viridi-olivacea. Fila 2-5 μ crassa..... 9. *R. nitida.*

β. Plantæ marinæ :

Læte viridis. Fila 5-10 μ crassa..... 10. *R. bullata.*

Sordide viridis. Fila 7-12 μ crassa..... 11. *R. mesenterica.*

B. Thallus mollis, pressione facile secedens.

Vaginæ crassæ, distinctæ. Trichomata 8-13,5 μ crassa..... 12. *R. polyotis.*

Vaginæ mollissimæ, confluentes. Fila laxa. Trichomata 5-7,5 μ crassa..... 13. *R. australis.*

1. **R. dura** Roth

Neue Beiträge zur Botanik, p. 273, 1802; — Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, série I, fasc. XXXIII, n° 1602!, (non Kützing, nec Zanardini).

LIMNACTIS DURA Kützing, *Species Algar.*, p. 335, 1849; — Rabenhorst, *Algen*, n° 1451!, 1863; *Flora europ. Algar.*, II, p. 211 (non Rabenhorst, *Algen*, n° 235, nec 1451; nec Trevisan).

Fronde parvula nigro-viridi, duriuscula, calce indurata, semimillimetrum lata; filis densis; vàginis arctis, hyalinis, haud lamellosis, uniformibus; trichomatibus 4-9 μ crassis, ærugineis, exsiccatione interdum in violaceum colorem vergentibus, in pilum tenuissimum longe productis; cellulis inferioribus diametro æquilongis, superioribus fere triplo brevioribus.

Hab. ad caules vetustas *Charæ hispidæ* in fossis aqua pura repletis Galliæ prope Falaise (Brébisson!); Saumur!; ad littora lacus Zwischenahn (Oldenbourg, Roth!).

M. Kützing, en donnant la diagnose de cette espèce d'après les échan-

tillons découverts par Brébisson, ne cite pas le *Rivularia dura* de Roth. Il nous paraît toutefois extrêmement probable que la plante de Brébisson est bien l'espèce décrite par Roth en 1802. La description qu'en donne celui-ci, s'applique très convenablement à la plante de Falaise; les deux espèces sont d'eau douce; Roth, en effet, dit expressément avoir trouvé son Algue sur des herbes et des plantes en décomposition « *an dem Ufer des Zwischenahner Meeres* ». Or Zwischenahn est une localité du grand duché d'Oldenbourg, située loin de la mer, sur les bords d'un petit lac.

2. R. minutula.

LIMNACTIS MINUTULA Kützing, *Phycologia generalis*, p. 237, 1843; *Species Algar.*, p. 335; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 21, tab. 63, fig. IV, e specim. authent. in herb. Lenormand; — Nave, *Vorarbeiten zu einer Kryptogamenflora*, I, Algen, p. 41; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 210.

SCHIZOSIPHON RADIANS Kützing, *Species Algar.*, p. 331, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 18, tab. 55, fig. I; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, p. 239; *Algen*, n° 1372!

AMPHITRIX INCRUSTATA Rabenhorst, *Algen*, n° 198, 1852!

LIMNACTIS DURA Rabenhorst, *Algen*, n° 235, 1852 (non n° 554, nec 1451; nec Trevisan).

LIMNACTIS SCHNURMANNI Fischer, *Beiträge zur Kenntniss der Nostochaceen*, etc. (Inaugural Dissertation, Bern, 1853), p. 20. fig. 8; — Al. Braun in Rabenhorst, *Algen*, n° 771; *Flora europ. Algar.*, II, p. 210; — Kützing, *Tabulæ phycolog.*, II, p. 21, tab. 66, e specim. authent. in herb. Lenormand!

LIMNACTIS FLAGELLIFERA Rabenhorst, *Algen*, n° 928, 1860!; — Kützing, *Tabulæ phycolog.*, II, p. 21, tab. 65, fig. II.

DASYACTIS PULCHRA Brügger, *Bündner Algæ*, beobachtet in Jahr 1862 (*Erster Bericht über das kleinste Leben der Rhætischen Alpen*), synon. dubium.

ZONOTRICHIA PULCHRA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 217, 1865.

SCHIZOSIPHON RABENHORSTIANUS Hilse in Rabenhorst, *Algen*, n° 1836!, 1866.

RIVULARIA RADIANS Thuret, *Essai de classification des Nostochinées*, in *Ann. des sc. nat.*, Bot., 6e série, I, p. 382, 1875; — Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, Algen, p. 223, 1878; — Wittrock et Nordstedt, *Algæ aquæ dulcis exsiccatæ*, etc., n° 275!

RIVULARIA RADIANS, var. MINUTULA Hobbe in Wolle, *Bulletin of the Torrey Club*, VIII, p. 38, 1881.

Frondibus globosis vel hemisphæricis, interdum confluentibus, mollibus vel calce induratis, æruginosis vel fuscescentibus, usque ad 8 millim. latis; filis laxe consociatis, pressione facile secedentibus; vaginis amplis, 27 μ crassis, lamellosis, repetite ocreatis, ocreis in modum infundibuli sursum dilatatis, hyalinis vel fuscescentibus; trichomatibus 9-12,5 μ crassis, articulis inferioribus subquadratis, superioribus diametro triplo vel quadruplo brevioribus, ærugineis, in pilum crassum breviarticulatum sensim attenuatis; heterocysta oblonga, vel hemisphærica (v. v.).

Hab. ad plantas, terram et lapides in rivulis et fodinis torfaceis Norvegiæ (Wittrock et Nordstedt, n° 275!); Daniæ (Rabenhorst's Algen!); Germaniæ (Al. Braun!); Galliæ!; Helvetiæ (Nägeli!); Austriæ (herb. Grunow!), Tyrolis (Heufler!), Istriæ (Hauck!) et Americæ fœderatæ (Farlow!).

Cette espèce a beaucoup de ressemblance avec le *Rivularia Biasolettiana*, mais ses filaments sont plus gros et son thalle est moins souvent confluent. C'est en outre une plante d'eau douce, tandis que le *R. Biasolettiana* est surtout propre aux terrains salés.

M. Borzi (*loc. cit.*, p. 295), examinant à la fin de mars les croûtes brunes qui persistent après la disparition des colonies du *R. minutula*, y rencontra une grande quantité de cellules brunâtres réunies par 2, 4 ou 8 en petites familles comparables à celles que forment les *Glœocapsa* et les *Chroococcus*. L'auteur n'a pas vu comment ces conidies naissent des filaments, mais il dit s'être assuré qu'elles sont aptes à se développer en filaments normaux de Rivulaire.

3. **R. rufescens** Nægeli

in Kützing, *Species Algar.*, p. 342, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 25, tab. 80, fig. II.
Dasyactis brunnea Nægeli in Kützing, *Species Algar.*, p. 895, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 23, tab. 73, fig. II.
Euactis rivularis Rabenhorst, *Algen*, n° 934, 1860! — (non Nægeli, nec Rabenhorst, n^is 332 et 678; nec *Erbar. crittog. ital.*, n° 1333).
Zonotrichia brunnea Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 217, 1865.

Frondibus primum hemisphæricis, demum crustaceo-confluentibus, durissimis, lapidescentibus, usque ad centimetr. crassis, olivaceis vel brunneis, intus concentrice zonatis; filis laxe consociatis; vaginis amplis lamellosis, repetite ocreatis, ocreis sursum dilatatis, hyalinis aut sæpius fuscescentibus, circiter 30 μ crassis; trichomatibus 8-12 μ crassis, articulis subquadratis vel diametro paulo brevioribus, torulosis, æruginеis, in pilum crassum breviarticulatum sensim attenuatis; heterocysta oblonga (v. s.).

Hab. ad saxa et lapides in aquis calcareis rivulorum et stagnorum Daniæ (Lyngbye!); Helvetiæ (Al. Braun!); Carpatorum (Rabenhorst's Algen!); Austriæ (herb. Grunow) et Istriæ (Hauck!).

4. R. hæmatites Agardh

Systema Algarum, p. 26, 1824; — Meneghini, *Monographia Nostochinearum italicarum*, etc. (*Memorie delle reale Acad. delle scienze di Torino*, 2e série, V), p. 132, tab. 16, fig. 1; — Harvey in Hooker's *British Flora*, II, part. I, p. 392; *Manual of the British Algæ*, p. 150.

Batrachospermum hæmatites DC., *Synopsis plantarum in* Flora Gallica *descriptarum*, p. 11, Paris, 1806, e specimine ab ipso auctore determinato, in herb. Thuret!

Rivularia calcarea *English Botany*, tab. 1799; 1807; — an Crouan, *Florule du Finistère*, p. 117 ?

Chætophora hæmatites Bory, *Dictionnaire classique d'histoire naturelle*, III, p. 34, 1823.

Zonotrichia rudis Endlicher, *Genera plantarum;* suppl. tertium, p. 13, 1843; — Rabenhorst, *Deutschands Kryptogamenflora*, p. 91.

Zonotrichia calcarea Endlicher, *Genera plantarum;* suppl. tertium, p. 13, 1843; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 91; *Flora europ. Algar.*, II, p. 213.

Zonotrichia hæmatites Endlicher, *Genera plantarum;* suppl. tertium, p. 13, 1843; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 91; *Flora europ. Algar.*, II, p. 213; Alg., n° 933!

Ainactis alpina Kützing, *Phycologia generalis*, p. 237, 1843; *Species Algar.*, p. 335, *Tabulæ phycolog.*, II, p. 20, tab. 63, fig. 1! e specim. authent. in herb. Mus. Par.!

Limnactis dura Trevisan, *Alghe del Tenere Udinese*, p. 19, 1844; — (non Rabenhorst, *Algen*, n° 235, nec 554, nec n° 1451).

Ainactis hæmatites Trevisan, *Alghe del Tenere Udinese*, p. 19, 1844.

Euactis scardonitana Kützing, *Flora Germanica*, p. 190, 1845; *Species Algar.*, p. 343; — Frauenfeld, *Die Algen der dalmatischen Küste*, p. 6.

Rivularia calcivora Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 92, 1847.

Ainactis calcarea Kützing, *Bot. Zeitung*, 1847, p. 178; *Species Algar.*, p. 335; e specim. authent. in herb. Lenormand!

Dasyactis nægeliana Kützing, *Species Algar.*, p. 339, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 23, tab. 72, fig. III; — Rabenhorst, *Algen*, n° 993!

Dasyactis rivularis Nægeli in Kützing, *Species Algar.*, p. 339, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 23, tab. 72, fig. IV; e specim. authent. in herb. Lenormand!; — Fischer, *Beiträge zur Kenntniss der Nostocaceen*, etc. (Inaug. Dissertation), p. 20, fig. 6 (synon. dubium).

Euactis calcivora Al. Braun in Kützing, *Species Algar.*, p. 342, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 24, tab. 78, fig. II; e specim. authent. in herb. Lenormand!; — Mougeot et Nestler, *Stirpes vogeso-rhenanæ*, n° 1366!; — Rabenhorst, *Algen*, n° 680! *Flora Europ. Algar.*, II, p. 214.

Euactis rivularis Nægeli in Kützing, *Species Algarum*, p. 342, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 25, tab. 79, fig. I; — Rabenhorst, *Algen*, n°s 332 et 678! — (non Rabenhorst, *Algen*, n° 934; nec *Erbar. crittog. ital.*, n° 1333).

Euactis fluviatilis Kützing, *Species Algar.*, p. 342, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 25, tab. 79, fig. II; — Rabenhorst, *Algen*, n°s 1304 et (1304)!

Euactis Heeriana Nægeli in Kützing, *Species Algar.*, p. 343, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 25, tab. 82, fig. II; e specim. authent. in herb. Lenormand!; — Cramer in Rabenhorst, *Algen*, n° 556!

Zonotrichia chrysocoma Rabenhorst, *Algen*, n° 145, 1852, et n° 1288!; *Flora europ. Algar.*, II, p. 213.

Euactis rivularis, γ fluviatilis Rabenhorst, *Algen*, n°s 289, 1853!

Euactis Regeliana Cramer in Rabenhorst, *Algen*, n° 555, 1856!

Euactis amnigena Stizenberger in Rabenhorst, *Algen*, n° 679, 1858!

Ainactis gothica Areschoug, *Algæ scandinavicæ exsiccatæ*, ser. II, n° 234, 1864! 6 specim. authent. in herb. Thuret!

Zonotrichia rivularis Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 214, 1865; *Algen*, n° 2287!

ZONOTRICHIA FLUVIATILIS Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 214, 1865; *Algen*, n° 2159!

ZONOTRICHIA CALCIVORA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 214, 1865; *Algen*, n° 1811 !

EUACTIS LACUSTRIS Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 215, 1865.

ZONOTRICHIA SCARDONITANA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 215, 1865.

ZONOTRICHIA HEERIANA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 216, 1865.

ZONOTRICHIA REGELIANA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 216, 1865.

ZONOTRICHIA NÆGELIANA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 216, 1865; *Algen*, n° 1991 !

ZONOTRICHIA SAXICOLA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 217, 1865; — Ripart in *Bullet. de la Soc. botan. de France*, XV, p. XXXIX.

ZONOTRICHIA PARCEZONATA Wood, *Contribution to the History of the fresh-water Algæ of North America* (*Smithsonian Contributions to Knowledge*, p. 49, 1872 (synon. dubium).

ZONOTRICHIA ALPINA Wittrock in Rabenhorst, *Algen*, n° 2360, 1873 !

RIVULARIA RIVULARIS Wittrock et Nordstedt, *Algæ aquæ dulcis exsiccatæ*, n° 189, 1878 !

ZONOTRICHIA MARCUCCIANA *Erbario crittogamico italiano*, sér. II, n° 1046, 1881! — (non 1331); — Marcucci, *Unio itineraria crittogamica*, n° XI; — Piccone, *Florula algologica della Sardegna*, p. 314.

Frondibus hemisphæricis, demum crustaceo-confluentibus, durissimis, lapidescentibus, ad centimetr. crassis, viridi-olivaceis, sæpe in sicco æruginosis, intus concentrice zonatis; filis densis; vaginis arctis, hyalinis vel rarius luteis, fragilibus, lumen valde refringentibus, sursum ocreatis, infundibuliformibus, dilatatis; trichomatibus 4-7,5 μ crassis, cellulis inferioribus diametro duplo longioribus, mediis æqualibus, superioribus duplo brevioribus, apice in pilum longissimum attenuatis (v. v.).

Hab. ad saxa inundata in aquis rapide fluentibus præsertim regionis subalpinæ Sueciæ (Wittrock et Nordstedt!); Galliæ!; Germaniæ (Rabenhorst's Algen!); Helvetiæ (Rabenhorst's Algen!); Austriæ (Grunow!); Tyrolis (Heufler!); Sardiniæ (Marcucci!).

Parmi les Rivulaires complètement encroûtées de calcaire nous n'avons pu reconnaître que deux espèces, *Rivularia rufescens* et *hæmatites*. Diverses formes de cette dernière ont été élevées au rang d'espèces. Mais les caractères qui les distinguent, gaines à couches discolores, gaines uniformes ou en entonnoirs superposés, zones plus ou moins nettes, plus ou moins pénétrées de calcaire, poils droits ou en tire-bouchon, ne nous ont paru avoir ni une constance, ni une netteté suffisantes pour justifier le maintien de ces espèces.

5. R. Biasolettiana Meneghini

in Zanardini *Synopsis Algarum in mari Adriatico hucusque collectarum* (*Reale Academia delle Scienze di Torino*, sér. II, IV), p. 42, 1841; — Meneghini, *Atti della prima Riunione degli sc. italian.*, p. 128; *Monographia Nostochinearum italicarum* (*Reale Academia delle Scienze di Torino*, sér. II, V), p. 139, tab. XV, fig. 1); — Hauck in Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsiccatæ*, nis 576 et 577!

Rivularia atra Kützing, *Algar. aq. dulc. Decades*, n° 88, 1834! — (non Roth).

Schizosiphon salinus Kützing, *Algar. aq. dulc. Decades*, n° 136, 1836! *Phycologia generalis*, p. 86; *Species Algar.*, p. 327; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 14, tab. 47, fig. 6; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 86; — Crouan, *Florule du Finistère*, p. 116; — (non Rabenhorst, *Algen*, n° 609, nec *Flora europæa Algarum*).

Rivularia hemisphærica Areschoug, *Algæ scandinavicæ exsiccatæ*, ser. I, n° 47', 1840; — (non ser. II, n° 188; nec Kützing).

Geocyclus oscillarinus Kützing, *Phycologia generalis*, p. 235, 1843; *Species Algar.*, p. 331; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 18, tab. 57, fig. I, e specim. authent. in herb. Lenormand et in herb. Mus. Par.!; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 90; *Flora europ. Algar.*, II, p. 246.

Dasyactis salina Kützing, *Phycologia generalis*, p. 230, 1843; *Species Algar.*, p. 338; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 23, tab. 71, fig. III, e specim. auth. in herb. Mus. Par.!; — Rabenhorst, *Kryptogamenflora von Sachsen*, p. 103; *Algen*, n° 570! — (non le Jolis, *Liste des Algues mar. de Cherbourg*, p. 32).

Schizosiphon Warreniæ Caspary, *Description of a new British Alga belonging to the genus* Schizosiphon (*Annales and Magazine of natural History*, ser. II, VI), p. 266 et pl. VIII, 1850, e specim. authent.; — Harvey, *Phycologia britannica*, pl. 316; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 236.

Dasyactis torfacea Rabenhorst, *Algen*, n° 651, 1857 (synon. dubium).

Rivularia plicata Lloyd, *Algues de l'Ouest de la France*, n° 304 (pro parte)! 1860; — (non Carmichael, nec Harvey).

Limnactis salina Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 212, 1865; *Algen*, n° 2054!, — (non Ardissone).

Zonotrichia Biasolettiana Rabenhorst, *Flora Europ. Algar.*, II, p. 218, 1865.

Rivularia Warreniæ Thuret, *Essai de classification des Nostochinées* (*Annales des sciences nat.*, Bot., 6e sér., I, p. 383, 1875).

Frondibus initio hemisphæricis, dein in stratum interdum pedale crustaceo-pulvinatum explanatis, olivaceo-nigris, gelatinosis, 2-8 millimet. crassis, intus calce induratis, superficie liberis; filis approximatis, pressione facile secedentibus, circiter 18 μ crassis; vaginis ampliatis, lamellosis, repetite ocreatis, ocreis in infundibulum dilatatis, hyalinis, luteis vel zonis transversis hyalinis et luteis variegatis; trichomatibus 5-9 μ crassis, ærugineis, in pilum tenuissimum flexuosum longe productis; cellulis inferioribus diametro paulo brevioribus, superioribus triplo brevioribus; heterocystis oblongis, basilaribus (1-3) rarius intercalaribus (v. v.).

Hab. ad terram, ligna, muros et saxa in locis subsalsis Sue-

ciæ (Cleve!); Angliæ (Caspary!); Galliæ atlanticæ et mediterraneæ!; Germaniæ (Kützing!). Austriæ (herb. Grunow!); Istriæ (Hauck!) et Americæ fœderatæ (Farlow!).

La grande variété d'aspect que présente cette espèce, la mollesse de son thalle dont les filaments se séparent aisément par la pression et l'ont fait confondre avec les *Calothrix*, expliquent la variété de noms qui lui ont été attribués. Quelquefois elle forme de petits globules hémisphériques isolés et alors elle ressemble au *Rivularia atra;* dans d'autres circonstances elle couvre les falaises de plaques mesurant plusieurs mètres de superficie. Le thalle peut être à peine chargé de calcaire ou bien il est encroûté presque jusqu'au sommet des filaments. Ceux-ci sont verts ou olivâtres; leurs gaines sont incolores ou colorées, ou marquées de zones alternativement incolores ou jaune brun; ces gaines sont uniformes ou en entonnoirs superposés; les entonnoirs sont nettement tronqués ou bien décomposés en couches d'apparence filamenteuse. La forme des entonnoirs est très variable et souvent fort élégante. Plusieurs de ces variations se rencontrent assez communément dans les diverses parties d'un même échantillon.

De même que le *Rivularia polyotis* et les autres Rivulaires molles, le *R. Biasolettiana* est fréquemment envahi par les filaments d'un *Leptothrix* qui en change l'apparence et surtout la consistance.

6. **R. atra** Roth

Catalecta botanica, III, p. 340, 1806; — *English Botany*, tab. 1798; — Jürgens, *Algæ aquaticæ*, etc. Dec. 4, n° 4 (pl. junior)!; — Agardh, *Synopsis Algar. Scandin.*, p. 130; *Systema Algar.*, p. 24; — Harvey in Hooker's *British Flora*, II, p. 391; *Manual of the British Algæ*, p. 152; *Phycologia britannica*, tab. 139; — De Notaris, *Algologiæ maris ligustici Specimen (Reale Soc. delle Scienze di Torino*, ser. II, t. IV, p. 45); — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 92; — Crouan, *Florule du Finistère*, p. 117, e specim. authent. in herb. Thuret!; *Algues mar. du Finistère*, n° 336!; — Falkenberg, *Meeres Algen des Golfes von Neapel*, p. 225; — Farlow, *Marine Algæ of New-England*, p. 38; — (non Kützing, *Algar. aq. dulc. Decades*, n° 88).

CHÆTOPHORA ATRA Agardh, *Dispositio Algar. Sueciæ*, p. 43, 1812.

LINCKIA ATRA Lyngbye, *Hydrophytologia danica*, p. 195, tab. 67, B, 1819; e specim. authent. in herb. Thuret!; — *Flora danica*, tab. 1839.

RIVULARIA PELLUCIDA Agardh, *Systema Algar.*, p. 25, 1824, e specim. authent. in herb. Mus. Par.!; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 92.

RIVULARIA MONTICULOSA Montagne, *Histoire naturelle des Canaries*, III, 2e partie, p. 191, 1836; *Sylloge generum specierumque cryptogamarum*, p. 467, e specim. authent. in herb. Thuret!; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 222.

RIVULARIA DURA Zanardini, *Synopsis Algarum in mari Adriatico hucusque collectarum* (*Reale Academia delle Scienze di Torino*, sér. II, t. IV, p. 42, 1841); — (non Roth, nec Kützing).

DASYACTIS MINUTULA Kützing, *Phycologia generalis*, p. 233, 1843; *Species Algar.*,

p. 338; *Tabulæ phycologicæ*, II, p. 23, tab. 71, fig. IV, e specim. authent. in herb. Lenormand!

EUACTIS ATRA Kützing, *Phycologia generalis*, p. 241, 1843; *Species Algar.*, p. 340; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 23, tab. 74, fig. IV; — Hohenacker, *Algæ mar. siccatæ*, n° 4; — Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, sér. II, fasc. X, n° 461!; — Fischer, *Beiträge zur Kenntniss der Nostochaceen*, p. 19, fig. 7; — Westendorp et Wallays, *Herbier cryptogamique de Belgique*, n° 785!

EUACTIS LIGUSTICA Kützing, *Phycologia generalis*, p. 241, 1843; *Species Algar.*, p. 340; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 24, tab. 75, fig. III.

PHYSACTIS DURISSIMA Kützing, *Phycologia germanica*, p. 186, 1845; *Species Algar.*, p. 332; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 19, tab. 59, fig. IV, e specim. authent. in herb. Lenormand! — (non Lloyd).

PHYSACTIS AGGREGATA Kützing in *Botanische Zeitung*, 1847, p. 178; *Species Algar.*, p. 333; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 39, tab. 59, fig. V.

ZONOTRICHIA HEMISPHÆRICA Desmazières, *Plantes cryptog. de France*, sér. II, fasc. XXXIII, n° 1603! 1847; — (non J. Agardh).

RIVULARIA JÜRGENSII Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 92, 1847.

EUACTIS LENORMANDIANA Kützing, *Species Algar.*, p. 340, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 24, tab. 75, fig. I; — Le Jolis, *Liste des Algues mar. de Cherbourg*, p. 32; *Algues mar. de Cherbourg*, n° 129!

RIVULARIA ATRA forma CONFLUENS Lloyd, *Algues de l'Ouest de la France*, n° 165, 1849!

EUACTIS CONFLUENS Kützing, *Species Algar.*, p. 341, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 24, tab. 77, fig. I; e specim. authent. in herb. Lenormand!; — Caspary, *Die Seealgen von Neukühren an der samländischen Küste in Preussen* (*Schrift. der kön. physik. œkonom. Gesellschaft zu Königsberg*, XII, 1871, p. 141).

RIVULARIA HEMISPHÆRICA Areschoug, *Phyceæ scandinavicæ marinæ*, p. 211, 1850; *Algæ scandinavicæ exsiccatæ*, ser. II, n° 188! (non ser. I, n° 47); — Krok, *Bidrag till Kännedomen om Algfloran in inre Oestersjön och Bottniska Viken* (*Ofversigt af K. Vetenskaps Akadem. Förhandlingar*, 1869, n° 1, p. 62); — (non Kützing).

RIVULARIA CONFLUENS Crouan, *Algues mar. du Finistère*, n° 325!, 1852, e specim. auth. in herb. Thuret; *Florule du Finistère*, p. 117.

RIVULARIA CONFINIS Crouan, *Florule du Finistère*, p. 117, 1862, e specim. authent. in herb. Thuret!

RIVULARIA LENORMANDIANA Crouan, *Florule du Finistère*, p. 117; 1862 (synon. dubium).

EUACTIS LENORMANDIANA var. *Balani* Le Jolis, *Liste des Algues mar. de Cherbourg*, p. 32, 1863; *Algues mar. de Cherbourg*, n° 189!

DASYACTIS SALINA Le Jolis, *Liste des Algues mar. de Cherbourg*, p. 32, 1863; — (non Kützing).

RIVULARIA AGGREGATA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 209, 1865.

RIVULARIA DURISSIMA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 209, 1865; — (non Rabenhorst, *Algen*, n° 976, nec Kützing).

ZONOTRICHIA MINUTULA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 218, 1865; — Wood, *Contribution to the History of the fresh-water Algæ of North America* (*Smithsonian Contributions to Knowledge*, 1872, p. 50) (synon. dubium).

ZONOTRICHIA ATRA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 219, 1865, *Algen*, n° 1990 et 1990 *bis*!

ZONOTRICHIA CONFLUENS Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 220, 1865.

ZONOTRICHIA JÜRGENSII Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 221, 1865.

ZONOTRICHIA LENORMANDIANA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 221, 1865.

LIMNACTIS SALINA Ardissone et Strafforello, *Enumerazione delle Alghe di Liguria*, p. 79, 1877; e specim. authent.! — (non Rabenhorst).

CHÆTOPHORA CRUSTACEA Schousboe, *Algæ Schousboeanæ*, n° 34, 1882!

Frondibus sphæricis, solitariis vel confluentibus, atro-viridibus, usque ad 4 millimetr. crassis; filis confertis concretis,

pressione haud secedentibus; vaginis arctis angustis vix distinctis, sursum ampliatis, hyalinis vel luteis; trichomatibus 2,5-5 μ crassis, ærugineis, in pilum tenuem productis; cellulis inferioribus diametro vix longioribus, superioribus brevioribus. (v. v.)

Hab. ad terram, saxa, ligna, conchas, nec non ad Algas varias in supremo limite maris, in mari arctico, in oceano atlantico europæo a Suecia usque ad insulas Canarienses, et americano (Nova Anglia, Farlow!); in mari mediterraneo! et Caspico (Weidemann in herb. Grunow!); in oceano Pacifico ad oras Japoniæ (Tanaka in herb. Grunow!), Californiæ (Andersson!).

Var. β **hemisphærica**. Frondibus usque ad 4 millim. crassis intus concentrice zonatis.

Rivularia hemisphærica Kützing, *Actien*, 1836!; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptog.-Flora*, p. 92; — (non Areschoug, *Algæ scandin. exsicc.*, ser. I, n° 47, nec ser. II, n° 188).

Zonotrichia hemisphærica J. Agardh, *Algæ maris Mediterranei*, p. 9, 1842; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 220; — (non Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, sér. II, n° 1603).

Euactis marina Kützing, *Phycologia generalis*, p. 240, 1843; *Species Algar.*, p. 340; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 23, tab. 74, fig. III; e specim. authent. in herb. Lenormand! (pro parte).

Euactis amœna Kützing, *Phycologia generalis*, p. 240, 1843; *Species Algar.*, p. 340; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 23, tab. 74, fig. II.

Euactis hemisphærica Kützing, *Phycologia generalis*, p. 242, 1843; *Species Algar.*, p. 342; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 24, tab. 77, fig. IV; — Colmeiro, *Enumeracion de las criptogamas de España y Portugal*, part. secunda, p. 342.

Rivularia marina Rabenhorst, *Deutschlands Krypt.-Flora*, p. 92, 1847 (syn. dub.).

Zonotrichia amœna Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 221, 1865.

Le *Rivularia atra* se présente sous des formes assez différentes suivant les localités où il croît. Dans les lieux vaseux la fronde est plus molle, les filaments sont libres dans leur partie supérieure et quelquefois même si faiblement soudés à la base qu'on pourrait les prendre pour ceux du *R. Biasolettiana*, qui ont le même diamètre. Cette forme paraît rester toujours assez petite et ses tubercules n'ont pas autant de tendance à devenir confluents que ceux de la suivante. Celle-ci, qui croît dans les eaux claires et sur les roches dures, est plus ferme, plus noire; le mucilage qui enveloppe les filaments est plus épais, et les filaments sont étroitement soudés jusqu'à leur sommet. Quelquefois même ils sont complètement recouverts par un mucilage solide, en sorte que quand on dissèque des fragments de la plante sous le microscope, les pointes des

filaments, au lieu de s'écarter en formant une sorte de panache, restent agglutinés et dressés. C'est cette plante que M. Kützing paraît avoir voulu désigner sous le nom d'*Euactis confluens*. Elle atteint des dimensions plus grandes que la précédente et forme souvent des agrégations de tubercules confluents qu'on peut détacher du rocher en croûtes plus ou moins étendues. Mais, quand on examine un nombre suffisant d'échantillons récoltés à diverses saisons et dans différentes localités, on trouve une telle série d'états intermédiaires qu'il devient impossible d'établir une séparation nette entre les deux formes extrêmes que nous venons de décrire. La grosseur et la confluence des tubercules, l'épaisseur du mucilage, la soudure des filaments, leur longueur, leur extrémité plus ou moins effilée, leur diamètre même varient d'une récolte à l'autre et il est rare de trouver une identité parfaite entre des échantillons provenant d'origines différentes.

7. R. Beccariana

EUACTIS BECCARIANA de Notaris in *Hedwigia*, V, p. 107, 1866; — *Erbario crittogamico italiano*, n° 1332!

EUACTIS RIVULARIS *Erbario crittogamiço italiano*, n° 1333! 1866; (non Nægeli, nec Rabenhorst).

Frondibus hemisphæricis, pulvinatis, sæpe confluentibus, olivaceo-virentibus, duris, millim. crassis, intus non zonatis; filis confertis concretis, pressione haud secedentibus, 7-9 μ crassis; vaginis arctis, angustis, vix lamellosis, uniformibus, sursum ampliatis, hyalinis vel luteo-fuscis; trichomatibus 3-7 μ crassis, viridi-olivaceis, in pilum tenuissimum flexuosum longe productis; cellulis inferioribus diametro longioribus, superioribus subæqualibus. (v. v.)

Hab. ad rupes in stillicidiis rivulorum Galliæ meridionalis (Esterel!) et Italiæ (Noli, Piccone!; Sasso, Beccari!).

Par la dimension de ses trichomes et la soudure de ses filaments cette espèce se rapproche du *Rivularia atra*, mais elle est franchement d'eau douce. La consistance de son thalle la distingue du *R. Biasolettiana*.

8. R. Vieillardi

SCHIZOSIPHON VIEILLARDI Kützing, *Diagnosen und Bemerkungen zu 73 neuen Algenspecies* (Oeffentliche Prüfung sämmtlicher Classen der Realschule zu Nordhausen),

p. 9, 1863; e specim. authent. in herb. Lenormand!; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 245.

Fronde irregulariter gyroso-lobata, ad 3 centimetr. lata, 1 centimetr. crassa, gelatinoso-elastica, solida, olivaceo-atra; filis laxis, pressione facile secedentibus; vaginis amplis, lamellosis, ocreatis, infundibuliformi-dilatatis, lamellis exterioribus in gelatinam amorpham confluentibus, hyalinis vel luteofuscis; trichomatibus 7-9 μ crassis, ærugineis, in pilum sensim attenuatis; cellulis inferioribus ad genicula contractis depressis, superioribus diametro triplo brevioribus. (v. s.)

Hab. ad terram humidam Novæ-Caledoniæ (île des Pins, Vieillard!).

C'est par suite d'un examen insuffisant de cette plante que M. Kützing l'a placée dans son genre *Schizosiphon*. Elle a tous les caractères d'une Rivulaire, mais sa fronde est assez molle, de sorte que les filaments qui la composent se dissocient aisément par la pression.

9. **R. nitida** Agardh

Dispositio Algarum Sueciæ, p. 44, 1817, e specimin. authent. in herb. Thuret et Mus. Par.!; *Synopsis Algar. Scand.*, p. 130; *Systema Algar.*, p. 25; — *Flora danica*, tab. 2518, fig. 1; — (non aliorum).

Rivularia plicata Carmichael in Hooker's *British Flora*, Cryptogamia, p. 392, 1833; — *English Botany*, pl. 2911; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 208; — Crouan, *Florule du Finistère*, p. 117; *Algues mar. du Finistère*, n° 333!; — Lloyd, *Algues de l'Ouest de la France*, n° 304 (pro parte)! — (non Harvey).

Physactis plicata Kützing, *Species Algar.*, p. 332, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 19, tab. 59, fig. III; — Westendorp et Wallays, *Herbier cryptogamique de la Belgique*, n° 1346!

Zonotrichia plicata Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 221, 1865 (synon. dubium).

Fronde globoso-expansa, plicato-corrugata, olivaceo-virente molli, usque ad 3 centim. lata, cava; filis confertis concretis, pressione haud secedentibus; vaginis arctis angustis, vix distinctis, sursum ampliatis, hyalinis vel luteofuscis; trichomatibus cylindricis 2-5 μ crassis, olivaceis, in pilum tenuissimum longissime productis; cellulis inferioribus diametro triplo vel quadruplo longioribus, superioribus brevioribus. (v. v.)

Hab. ad terram humidam et rupes graniticas in locis subsalsis inter plantas marinas Britanniæ (Harvey), Sueciæ (Agardh!), Daniæ (Flora Danica), Belgiæ (Westendorp et Wallays!), Galliæ atlanticæ!; in mari mediterraneo prope Constantinopolim (Thuret!), ad littora Novæ-Angliæ (Farlow!), Australiæ (Harvey!).

C'est par une erreur inexplicable et que ne justifient ni l'apparence des échantillons, ni les anciennes préparations, que l'un de nous a rapporté le *Rivularia nitida* Agardh au *R. atra* (1). Les exemplaires originaux que nous possédons ont la fronde bulleuse et appartiennent sans doute possible à l'espèce que Harvey a décrite seize ans plus tard sous le nom de *R. plicata*. Le rapprochement, fort juste d'ailleurs en ce qui concerne la forme du thalle, signalé par Agardh entre sa plante et le *R. bullata* DC. (*Systema Algar.*), a fait admettre, mais à tort, leur identité par Harvey (Hooker's *English Flora*, V, p. 393). Les deux espèces sont fort distinctes quoique, toutes deux aient la fronde creuse et bullée. Mais le *Rivularia bullata* est une plante purement marine qui croît sur les rochers battus par la grande mer, tandis que le *R. plicata* est une Algue des terrains où l'eau douce et l'eau salée se mélangent alternativement. La station indiquée par Agardh pour son *R. nitida* « in ponte sæpe inundato Lidingöbron propre Stockholmiam » et « in inundatis marinis » est celle qui convient au *R. plicata*. Ce nom doit donc être remplacé par celui de *R. nitida*. Remarquons en outre que le *R. bullata* ne s'élève pas très haut dans le Nord. Elle est commune sur la côte occidentale de l'Irlande (Harvey), se trouve au sud de l'Angleterre, mais ne paraît pas avoir été rencontrée à l'ouest du Pas-de-Calais.

10. **R. bullata** Berkeley

Gleanings of British Algæ, p. 8, tab. II, fig. 1, 1833; — Crouan, *Algues de l'Ouest*, n° 42!; — (non J. Agardh).

Ulva bullata Poiret, *Encyclopédie méthodique*, VIII, p. 175, 1808; — De Candolle, *Flore française*, VI, p. 1.

Clavatella viridissima Bory, *Dictionnaire classique d'Histoire naturelle*, IV, p. 197!, 1823; — Durieu, *Plantæ selectæ Hispaniæ lusitanicæ*, in herb. Thuret!

Rivularia nitida Desmazières, *Plantes cryptogames de France*, sér. II, n° 7, 1836!; — Wyatt, *Algæ Danmonienses*, n° 50!; — Harvey, *Phycologia britannica*, tab. 68; *Australian Algæ*, n° 593!; — Mac Calla, *Algæ hibernicæ*, n° 42!; — Crouan, *Florule du Finistère*, p. 117; *Algues mar. du Finistère*, n° 332!; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 208; — Sonder, *Algæ Australiæ hactenus cognitæ*, p. 42, n° 1049; — (non Agardh; nec Ardissone).

Rivularia cerebrina Montagne, *Histoire naturelle des Canaries*, III, 2e partie, p. 190.

(1) *Études phycologiques*, p. 4.

1840; *Sylloge generum specierumque Cryptogamarum*, p. 467; — Kützing, *Species Algar.*, p. 333; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 222.

PHYSACTIS LOBATA Kützing, *Phycologia generalis*, p. 236, tab. IV, fig. 5, 1843; *Species Algar.*, p. 332; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 19, tab. 59, fig. II, e specim. authent. in herb. Lenormand!; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamen-Flora*, p. 90.

HETERACTIS PRUNIFORMIS Kützing, *Phycolog. generalis*, p. 236, 1843; *Species Algar.*, p. 334; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 20, tab. 62, fig. III; e specim. authent. in herb. Mus. Par.!

PHYSACTIS BULLATA Kützing, *Species Algar.*, p. 332, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 19, tab. 58, fig. III, e specim. authent. in herb. Lenormand (pro parte!); — (non Rabenhorst).

PHYSACTIS SPIRALIS Kützing, *Species Algar.*, p. 332, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 19, tab. 59, fig. I.

PHYSACTIS PILIFERA Kützing, *Species Algar.*, p. 332, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 19, tab. 58, fig. I; — Hohenacker, *Algæ marinæ siccatæ*, n° 51!; — Le Jolis, *Liste des Algues mar. de Cherbourg*, p. 31; *Algues mar. de Cherbourg*, n° 97!; — Rabenhorst, *Algen*, n° 1508! — (non *P. pilifera* β *pubescens* Kützing).

PHYSACTIS NITIDA Westendorp in Westendorp et Wallays, *Herbier cryptogamique de la Belgique*, n° 1347, 1859!

CHÆTOPHORA CHLORITES Schousboe, *Algæ Schousbœanæ*, n° 36, 1882!

RIVULARIA DEFORMIS an *nitida* Schousboe, *Algæ Schousbœanæ*, n° 27, 1882!

Fronde vesiculoso-lobata, plicato-expansa et bullato-confluente, ærugineo-viridi, usque ad 6 centim. lata, cava; filis confertis, concretis, pressione haud facile secedentibus; vaginis arctis, angustis, vix distinctis, sursum ampliatis, hyalinis rarius luteis; trichomatibus 5-8, rarius 10 μ crassis ærugineis, in pilum attenuatis; cellulis inferioribus diametro longioribus, superioribus subtriplo brevioribus, ad genicula modice contractis. (v. v.)

Hab. ad rupes et saxa in summo limite fluxus, ab oris Hiberniæ (Harvey) et Angliæ meridionalis usque ad Tingin (Schousboe!) et ad insulas Canarienses (Despréaux!); (in littore atlantico Americæ desideratur).

11. **R. mesenterica** Thuret

Essai de classification des Nostochinées (*Ann. des sc. nat.* Bot., 6ᵉ série, I, p. 332, 1875); *Etudes phycologiques*, p. 4.

RIVULARIA MAGNA Kützing, *Actien*, 1836! (haud descripta).

RIVULARIA FUCICOLA Zanardini, *Sopra le Alghe del mare Adriatico*, Lettera secunda, p. 4, 1840; *Synopsis Algarum in mari adriatico hucusque collectarum* (*Reale Academia delle scienze di Torino*, ser. II, t. IV, p. 41).

RIVULARIA BULLATA J. Agardh, *Algæ maris Mediterranei*, p. 9, 1842;— Zanardini, *Synopsis Algarum in mari Adriatico hucusque collectarum* (*Reale Academia delle Scienze di Torino*, ser. II, t. IV, p. 41); — (non Berkeley).

HETERACTIS MESENTERICA Kützing, *Phycologia generalis*, p. 236, 1843; *Tabulæ phycologicæ*, II, p. 20, tab. 62, fig. IV; — *Species Algar.*, p. 334; e specim. authent.

in herb. Lenormand!; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamen-Flora*, p. 67; — Frauenfeld, *Die Algen der Dalmatischen Küste*, p. 6.

PHYSACTIS PILIFERA β FUSCESCENS Kützing, *Species Algar.*, p. 332, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 19, tab. 58, fig. II, e specim. authent. in herb. Lenormand (pro parte)!

PHYSACTIS BULLATA Rabenhorst, *Algen*, n° 571, 1857!; — Hohenacker, *Algæ marinæ siccatæ*, n° 457!; — *Erbario crittogamico italiano*, n° 287!; — Ardissone, *Enumerazione delle Alghe di Sicilia*, in *Commentario della soc. crittogam. ital.*, I, p. 401; — Langenbach, *Die Meeresalgen der Inseln Sizilien und Pantellaria*, p. 1; — Kützing, e specim. authent. in herb. Lenormand (pro parte)!; — (non Kützing, *Species Algar.*, p. 332).

PHYSACTIS PULCHRA Cramer, *Algologische Studien* (*Hedwigia*, II, n° 11, p. 62, 1863); in Rabenhorst, *Algen*, n° 1450!

RIVULARIA PLICATA forte var. Marcucci, *Unio itineraria cryptogamica*, n° 54, 1866!

RIVULARIA NITIDA Ardissone et Strafforello, *Enumerazione delle Alghe di Liguria*, p. 78, 1877; e specim. authent.!; — Piccone, *Florula algologica della Sardegna* (*Nuovo Giornale botanico italiano*, X, n° 3, p. 314, 1878); — (non Agardh, nec Desmazières).

EUACTIS PRORUMPENS, *Erbario crittogamico italiano*, n° 867!; — (non Kützing, nec aliorum).

RIVULARIA POLYOTIS Hauck, Rabenhorst's *Kryptogamenflora*, Meeres Algen, p. 495, 1884.

Fronde vesiculosa, plicato-expansa, corrugato-bullata, olivaceo-virente, substantia firma, usque ad 4 centim. lata, cava; filis confertis, concretis, pressione haud secedentibus; vaginis arctis, angustis, vix distinctis, sursum ampliatis, hyalinis, sæpe luteis; trichomatibus 7-12 μ crassis, olivaceis, in pilum attenuatis; cellulis inferioribus diametro longioribus, superioribus subtriplo brevioribus, ad genicula modice contractis. (v. v.)

Hab. ad saxa submersa maris Mediterranei et Adriatici; ad oras Istriæ et Dalmatiæ (herb. Grunow!); ad littora Galliæ!, Corsicæ (Soleirol!), Minorcæ (Rodriguez et Femenias!), Italiæ (de Notaris!) et Sardiniæ (Piccone!).

12. R. polyotis

DIPLOTRICHIA POLYOTIS J. Agardh, *Algæ maris mediterranei*, p. 10, 1842; e specim authent. in herb. Thuret!; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamen-Flora*, p. 91; *Flora europ. Algar.*, II, p. 223.

RIVULARIA MEDITERRANEA Kützing, *Actien*, 1836 (haud descripta).

EUACTIS HOSPITA Kützing, *Phycologia generalis*, p. 241, 1843; *Species Algar.*, p. 341 *Tabulæ phycolog.*, II, p. 24, tab. 76, fig. I; e specim. authent. in herb. Lenormand et Mus. Par.!

EUACTIS PRORUMPENS Kützing, *Phycologia generalis*, p. 241, 1843; *Species Algar.*, p. 341; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 24, tab. 75, fig. IV; e specim. authent. in herb. Lenormand et in herb. Mus. Par.!; — Colmeiro, *Enumeracion de las criptogamas de España y Portugal*, parte secunda, p. 243; — (non *Erbario crittogamico italiano*, n° 867).

EUACTIS PACHYNEMA Kützing, *Species Algar.*, p. 339, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 23, tab. 74, fig. I (synon. dubium).

EUACTIS PULCHRA Cramer, *Algologische Notizen* in *Hedwigia*, II, p. 61, 1863; in Rabenhorst, *Algen*, n° 1449!; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 209; — (non *Physactis pulchra* Cramer).

ZONOTRICHIA PRORUMPENS Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 219, 1865.

ZONOTRICHIA HOSPITA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 220, 1865.

ZONOTRICHIA PACHYNEMA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 220, 1865 (synon. dubium); — non Ardissone.

RIVULARIA HOSPITA Thuret, *Essai de classification des Nostochinées* (*Ann. des sc. nat.*, Bot., 6ᵉ série, I, p. 382, 1875); *Notes algologiques*, II, p. 168, tab. XLI; — Wittrock et Nordstedt, *Algæ aquæ dulcis exsiccatæ*, n° 661!

LIMNACTIS NEGLECTA Ardissone in Ardissone et Strafforello, *Enumerazione delle Alghe di Liguria*, p. 79, 1877; e specim. authent.!

RIVULARIA PLICATA Harvey, *Australian Algæ*, 1857; e specim. authent. in herb. Thuret!; — Sonder, *Algæ australianæ hactenus cognitæ*, p. 42, n° 1048; — (non Carmichael; nec Lloyd).

PHYSACTIS FUSCESCENS Kützing, e specim. authent. in herb. Lenormand (pro parte)!

Frondibus initio hemisphæricis, pulvinatis, gregariis, demum sinuoso-bullatis ad 3 centim. latis, sordide atro-viridibus, cavis, substantia molli; filis laxis pressione facile secedentibus; vaginis amplis lamellosis, ocreatis, infundibuliformi-dilatatis, lamellis exterioribus in gelatinam amorpham confluentibus, hyalinis, progrediente ætate luteo-fuscis; trichomatibus inferne 4-5 μ, superne 8-13,5 μ crassis, olivaceis, in pilum crassum attenuatis; cellulis inferioribus diametro subduplo longioribus, superioribus duplo brevioribus, ad genicula parum contractis. (v. v.)

Hab. ad saxa limo obducta prope limitem maris, in oceano Atlantico europæo (Biarritz, Tanger, Schousboe!) et americano (Farlow!); in mari Mediterraneo ad oras Galliæ!, Corsicæ (Léveillé!), Italiæ (Kützing!), Siciliæ (Cramer!) et in Adriatico (Hauck!).

L'examen répété d'un fragment d'échantillon de *Diplotrichia polyotis* J. Agardh, que nous devons à l'obligeance de M. Hauck, nous conduit à rattacher cette plante, non pas au *P. mesenterica*, comme l'a fait M. Hauck (Rabenhorst's *Kryptogamen-Flora*, Meeresalgen, p. 495), mais au *R. hospita*, et à remplacer ce dernier nom par celui de *polyotis*, qui a la priorité. L'écartement des filaments entre eux, la grosseur des trichomes, qui dépasse souvent 12 μ, les gaines à parois distinctes jusqu'à la base des filaments, laissent peu de doute à cet égard. Dans l'échantillon original de Biasoletto, la fronde est en poche, et, sous ce rapport, elle

s'éloigne de la forme du *R. hospita* décrite dans les *Notes algologiques* de MM. Bornet et Thuret. Mais cette forme pulvinée, la seule que les auteurs des *Notes* aient observée à Antibes, n'est pas la seule que revête le *R. hospita*. Dans d'autres régions de la Méditerranée, elle prend un développement plus considérable, et nous l'avons rencontrée à Banyuls, à Cette et à Agde, formant des frondes bosselées aussi développées que celles du *R. mesenterica*. Elles sont seulement plus molles.

13. **R. australis** Harvey

Some account of the marine Botany of the Colony of Western Australia, p. 566, 1854; *Australian Algæ*, n° 592!; *Phycologia Australica*, Synoptic Catalogue, p. 61, n° 786; — Sonder, *Algæ australianæ hactenus cognitæ*, p. 42, n° 1047!

Frondibus initio hemisphærico-pulvinatis confluentibus, demum globosis, 2 centim. latis, atro-viridibus, substantia molliuscula; vaginis indistinctis in gelatinam amorpham confluentibus, hyalinis vel luteolis; trichomatibus basi angustis, 3 μ, superne 5-7,5 μ crassis, læte ærugineis, in pilum attenuatis; cellulis inferioribus elongatis, superioribus diametro triplo brevioribus ad genicula contractis. (v. s.)

Hab. ad palos submersos ad littora atlantica Galliæ (Arcachon, Lespinasse!); ad oras Australiæ (Harvey!).

Une autre Algue australienne, le *Polysiphonia scopulorum* Harvey, est abondante dans le golfe de Gascogne, à Bayonne et à Biarritz.

SPECIES INQUIRENDÆ

Rivularia applanata Carmichael in Hooker's *British Flora*, II, p. 392, 1833.
— **botryoides** Carmichael in Hooker's *British Flora*, II, p. 392, 1833.
— **ceramicola** Lyngbye, *Hydrophytologia danica*, p. 195, tab. 66, 1819.
— **crustacea** Carmichael in Hooker's *British Flora*, II, p. 393, 1833.
— **Duriæi** Montagne, *Sylloge generum*, etc., p. 467, 1856.
— **mexicana** Rabenshorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 222, 1865.
— **opaca** Harvey, *Character of new Algæ*, p. 334, 1859.
— **Peguana** Zeller in Kurz, *Algæ collected in Arracan* (*Journal of Asiatic Society of Bengal*, 1873, p. 181).
— **Schwabeana** Wallroth, *Flora cryptogamica Germaniæ*, p. 9, 1833.

SPECIES EXCLUDENDÆ

Rivularia angulosa Roth, *Neue Beiträge zur Botanik*, p. 283, 1802 = *Glœotrichia natans* Rabenhorst.

Rivularia angulosa Kützing, *Algarum aq. dulc. Dec.*, n° 90, 1834 = *Glœotrichia salina* Rabenhorst.

— *atropurpurea* Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 209, 1865; = *Isactis plana* Thuret.

— *Balani* Lloyd, *Algues de l'Ouest*, n° 393, 1881 = *Brachytrichia Balani* nob.

— *Boryana* Suringar, *Observationes phycologicæ*, DDD 94 α, p. 34, tab. III (pro parte), 1857 = *Glœotrichia natans* Rabenhorst.

— *Brauniana* Kützing, *Phycologia generalis*, p. 238, 1843; *Tabulæ phycologic.*, II, tab. 68 = *Glœotrichia natans* Rabenhorst.

— *Brebissoniana* Kützing, *Species Algar.*, p. 337, 1849; *Tabulæ phycologic.*, II, tab. 69; — Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, 2e série, fasc. III, n° 143 = *Glœotrichia natans* Rabenhorst.

— *cartilaginea* Wood, *Prodromus of a Study of the fresh-water Algæ of eastern North-America*, p. 128, 1869; *Contribution to the History of the fresh-water Algæ of North-America*, p. 47, tab. II, fig. 9 = *Glœotrichia Pisum* Thuret (?).

— *Contarenii* Zanardini in *Bibliotheca italiana*, vol. 96, p. 134, 1839 = *Calothrix Contarenii* nob.

— *dura* Kützing, *Algarum aquæ dulcis Dec.*, n° 89, 1834; *Flora danica*, tab. 1488, fig. 1 = *Glœotrichia Pisum* Thuret (?).

— *durissima* Kützing, *Species Algarum*, p. 337, 1849; *Tabulæ phycologic.*, II, p. 22, tab. 70, fig. III = *Glœotrichia Pisum* Thuret.

— *echinulata* English Botany (in indice), tab. 1378, 1814 = *Glœotrichia Pisum* Thuret.

— *Echinulus* Areschoug, *Algæ scandinavicæ exsiccatæ*, ser. II, n° 375, 1872 = *Glœotrichia Pisum* Thuret.

— *elegans* Roth, *Neue Beiträge zur Botanik*, p. 269, 1802; — Jürgens, *Algæ aquaticæ*, Dec. XVI, n° 8 = *Chætophora elegans* Agardh.

— *endiviæfolia* Roth, *Neue Beiträge zur Botanik*, p. 263, 1802 = *Chætophora endiviæfolia* Agardh.

— *gigantea* Rœmer, *Die Algen Deutschlands*, p. 29, 1845; Rabenhorst, *Algen*, n° 211 = *Glœotrichia natans* Rabenhorst.

— *Hedwigiana* Kützing, *Species Algarum*, p. 337, 1849; *Tabulæ phycologic.*, II, p. 22, tab. 68, fig. IV; = *Glœotrichia natans* Rabenhorst.

— *insignis* Rabenhorst, *Algen*, n° 1452, 1863 = *Glœotrichia natans* Rabenhorst.

— *investiens* Crouan in Lloyd, *Algues de l'Ouest*, n° 301, 1860 = *Isactis plana* Thuret.

— *lacustris* Cramer in Wartmann et Schenk, *Schweizerische Kryptogamen*, in *Hedwigia*, III, p. 60, 1863 = *Glœotrichia natans* Rabenhorst.

— *Lens* Meneghini, *Monographia Nostochinearum italicarum*, p. 134, tab. 16, fig. 2, 1843 = *Glœotrichia Pisum* Thuret.

— *Lenticula* Kützing, *Phycologia generalis*, p. 239, 1843; *Species Algar.*, p. 338; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 71, fig. I = *Glœotrichia Pisum* Thuret.

— *Linckia* Roth, *Neue Beiträge zur Botanik*, I, p. 265, 1802; Jürgens, *Algæ aquaticæ*, Dec. XIX, n° 8 = *Nostoc Linckia* Bornet.

— *Lloydii* Crouan, Florule du Finistère, p. 117, 1867 = *Brachytrichia Balani* nob.

— *Lyngbyana* Kützing, *Phycologia generalis*, p. 238, 1843; *Tabulæ phycologic.*, II, p. 22, tab. 69, fig. I = *Glœotrichia natans* Rabenhorst.

— *Marcucciana* de Notaris in *Erbar. crittog. ital.*, n° 1331; *Hedwigia*, V, p. 107, 1866; — *Glœotrichia salina* Rabenhorst.

— *Medusæ* Meneghini, *Lettera al Dottore Corinaldi*, 1840 = *Calothrix Contarenii* nob.

— *Mesogloia* de Notaris, *Algologiæ mar. ligust. Specim.*, p. 45, 1842 = *Calothrix parasitica* Thuret.

— *minor* Kützing, *Species Algar.*, p. 337, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22,

tab. 69, fig. IV; — Rabenhorst, *Algen*, n° 295 = *Glœotrichia natans* Rabenhorst (pl. junior).

Rivularia minuta Kützing, *Phycologia generalis*, p. 239, 1843; *Species Algar.*, p. 337; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 70, fig. II; — Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, 1re sér., fasc. XXXIII, n° 1601 = *Glœotrichia natans* Rabenhorst.

— *minuta* Rabenhorst, *Algen*, nos 143, 416, 1095 = *Glœotrichia Pisum* Thuret.

— *multifida* Weber et Mohr, *Reise durch Schweden*, p. 193, tab. 3, 1804 = *Nemalion multifidum J. Ag.*

— *mutila* Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 207, 1865 = *Glœotrichia Pisum* Thuret.

— *natans* Welwitsch, *Synopsis Nostochinearum Austriæ inferioris*, p. 17, 1836 = *Glœotrichia natans* Thuret.

— *nitida* Farlow, *List of marine Algæ*, 1876 = *Brachytrichia Quoyi* nob.

— *parasitica* Chauvin, *Recherches sur l'organisation, la fructification*, etc., *des Algues*, p. 41, 1842; — Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, 2e sér., n° 142 = *Calothrix parasitica* Thuret.

— *parvula* Kützing, *Species Algar.*, p. 337, 1840; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 70, fig. I; — Westendorp et Wallays, *Herbier cryptogamique de Belgique*, n° 1345; — *Glœotrichia Pisum* Thuret.

— *pisiformis* Roth, *Neue Beiträge zur Botanik*, p. 272, 1802 = *Chætophora pisiformis* Agardh.

— *Pisum* Agardh, *Systema Algar.*, p. 25, 1824 = *Glœotrichia Pisum* Thuret.

— *plana* Harvey in Hooker's *British Flora*, II, p. 394, 1833; — Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, 1re sér., fasc. I, n° 8; fasc. XVII, n° 808; — Crouan, *Algues marines du Finistère*, n° 334 = *Isactis plana* Thuret.

— *pygmæa* Kützing, *Phycologia germanica*, p. 188, 1845; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 70, fig. IV; — Rabenhorst, *Algen*, n° 355 = *Glœotrichia Pisum* Thuret (pl. junior).

— *rigida* Kützing, *Species Algar.*, p. 336, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 68, fig. III; — Rabenhorst, *Algen*, n° 1837 = *Glœotrichia natans* Rabenhorst.

— *Saccorhizæ* Crouan in Lloyd, *Algues de l'Ouest de la France*, n° 302, 1859 = *Isactis plana* Thuret.

— *salina* Kützing, *Phycologia generalis*, p. 238, 1842; *Species Algar.*, p. 336; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 67, fig. III = *Glœotrichia salina* Rabenhorst.

— *scytonemoidea* Meneghini, *Monographia Nostochinearum italicarum*, 1843 = *Calothrix* sp. (haud determinanda).

— *Sprengeliana* Kützing, *Phycologia generalis*, p. 239, 1843; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 69, fig. III; — Rabenhorst, *Algen*, n° 793 = *Glœotrichia natans* Rabenhorst.

— *Sprengeliana* Rabenhorst, *Algen*, n° 1125, 1861 = *Glœotrichia Pisum* Thuret.

— *terebralis* Kützing, *Tabulæ phycolog.*, II, p. 20, tab. 62, fig. II, 1852; — Winter in Wittrock et Nordstedt, *Algæ aquæ dulcis exsiccatæ*, n° 387 = *Glœotrichia Pisum* Thuret (pl. junior).

— *torfacea* Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsiccatæ*, n° 190, 1878 = *Glœotrichia* sp. (pl. junior).

— *tuberiformis English Botany*, tab. 1956, 1808 = *Corynephora marina* Agardh.

— *villosa* Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 207, 1865; *Algen*, n° 2184; = *Glœotrichia Pisum* Thuret.

— *Zosteræ* Weber et Mohr, *Beiträge zur Naturkunde*, II, p. 367, 1810; Agardh, *Systema Algar.*, p. 26 = *Mesogloia virescens* Agardh.

IX. — GLŒOTRICHIA J. Agardh

Algæ maris Mediterranei et Adriatici, p. 8, 1842.

Tremella, Ulva, Linckia, Rivularia, Gaillardotella, Linckiella, Chalaractis, Limnactis, Raphidia, Physactis, Sclerothrix, spec.

Frons sphærica nunc usque ad extremum solida, nunc ætate progrediente inflato-cava. Fila e centro radiantia, pseudo-ramosa. Vaginæ ad basim trichomatum perspicuæ, superne in gelatinam amorpham confluentes. Trichomata flagelliformia, interrupte torulosa. Heterocystæ basilares. Sporæ e cellula heterocystam superante formatæ, in basi vaginæ persistentis et earum tegumentum exterius constituentis involutæ. Hormogonia seriata numerosa. Plantæ aquæ dulcis aut subsalsæ.

Quand ils sont en spores, les *Glœotrichia* se distinguent aisément des *Rivularia*. A l'état jeune et stérile, la distinction est moins assurée. Cependant la comparaison attentive des trichomes permet de reconnaître les *Glœotrichia* avec un assez haut degré de vraisemblance. Les trichomes ont un aspect différent; ils sont plus régulièrement atténués de la base au sommet, et surtout ne s'amincissent pas à la partie inférieure, comme c'est fréquemment le cas chez les *Rivularia*. Les articles sont plus régulièrement doliiformes; enfin, de très bonne heure, l'article basilaire prend un développement qui contraste avec celui des articles voisins, et qu'on ne rencontre pas dans les Rivulaires de même âge.

SPECIERUM CLAVIS ANALYTICA.

A. Thallus durus. Sporæ eximie cylindricæ, 3-4 decimillim. longæ. Episporium strato unico formatum..... 1. *G. Pisum.*

B. Plantæ molles. Episporium strato duplici formatum (exterius e basi vaginæ ortum).

α. Sporæ cylindricæ, 3-4 decimillim. longæ..... 2. *G. Rabenhorstii.*

β. Sporæ basi crassiores, raro usque ad 3 decimillim. longæ.

— Episporii stratum externum interiori arcte adpressum.

* Episporium superficie læve..... 3. *G. salina.*

** Episporium superficie granulatum .. 4. *G. punctulata.*

— Episporii stratum externum dilatatum, varie ampliatum, læve..... 5. *G. natans.*

1. G. Pisum Thuret

Essai de classification des Nostochinées (*Ann. des sc. nat.*, Bot., 6e série, I, p. 382, 1875); — Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, II, p. 171; — Kirchner, *Krytogamenflora von Schlesien*, Algen, p. 222.

Rivularia echinulata, *English Botany*, tab. 1378, 1814; ser. Dickie in herb. Lenormand; — Bornet et Flahault, *Bulletin de la Société botanique de France*, XXXI, p. 76.

Linckia hypnicola Lyngbye, *Hydrophytologia danica*, p. 197, tab. 67, B, 1819.

Rivularia Pisum Agardh, *Systema Algar.*, p. 25, 1824, e specim authent. in herb. Thuret!; — J. Chauvin, *Algues de la Normandie*, n° 27; — Berkeley, *Gleanings of British Algæ*, p. 9, tab. II, fig. III; — Harvey, *A Manual of the British Algæ*, p. 150; Hooker's *British Flora*, p. 9, tab. II, p. 392; — Hassall, *A History of the British freshwater Algæ*, I, p. 262; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 206; — Reinsch, *Die Algenflora des mittleren Theiles von Franken*, p. 50; — Hempel, *Algenflora von Umgebend von Chemmitz*, p. 107.

Rivularia dura Kützing, *Algar. aq. dulc. Decades*, n° 89! 1834; — *Flora danica*, tab. 1488, fig. I; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamen-Flora*, p. 92 (synon. dubium); — (non Roth, nec Zanardini).

Rivularia Lens Meneghini, *Monographia Nostochinearum italicarum, addito specimine de Rivulariis*, p. 134-135, tab. 16, fig. II, 1843, e specim authent. in herb. Lenormand!; — *Erbario crittogamico italiano*, n° 28; — Kützing, *Species Algar.*, p. 338; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 23, tab. 71, fig. II, e specim. authent. in herb. Lenormand!; — Martens, *A fourth List of Bengal Algæ* (*Proceedings of the Asiatic Society of Bengal*, 1870, synon. dubium); *Die preussische Expedition nach Ost-Asien*, p. 111.

Chalaractis villosa Kützing, *Phycologia generalis*, p. 237, 1843; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamen-Flora*, p. 91.

Rivularia Lenticula Kützing, *Phycologia generalis*, p. 239, 1843; *Phycologia germanica*, p. 188; *Species Algar.*, p. 338; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 71, fig. I, e specim. authent. in herb. Lenormand et Mus. Par.! (planta junior).

Rivularia Sprengeliana Kützing, *Phycologia generalis*, p. 239, 1843; *Species Algar.*, p. 337; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 69, fig. III; e specim. authent. in herb. Lenormand! (pro parte)!; — Rabenhorst, *Algen*, n° 1125? — (non Rabenhorst, *Alg.*, n° 793).

Physactis mutila Kützing, *Phycologia germanica*, p. 187, 1845; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 19, tab. 60, fig. II, e specim. authent. in herb. Mus. Par.!

Rivularia pygmæa Kützing, *Phycologia germanica*, p. 188, 1845; *Species Algar.*, p. 337; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 70, fig. IV (pl. junior); — Rabenhorst, *Algen*, n° 355!

Gloeotrichia Lens Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamen-Flora*, p. 90, 1847; *Flora europ. Algar.*, II, p. 203.

Physactis durissima Lloyd, *Algues de l'Ouest de la France*, n° 33, 1847! — Kützing e specim. authent. in herb. Lenormand!; — (non Kützing, *Species Algarum*, p. 332).

Physactis villosa Kützing, *Species Algar.*, p. 333, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 19, tab. 60, fig. I; — Suringar, *Observationes phycologicæ in floram Batavam*, p. 37 (β major) (synon. dubium, planta junior).

RIVULARIA PARVULA Kützing, *Species Algar.*, p. 337, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 70, fig. I; — Westendorp et Wallays, *Herbier cryptogamique de Belgique*, n° 1345!

RIVULARIA DURISSIMA Kützing, *Species Algar.*, p. 337, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 70, fig. III; — Rabenhorst, *Algen*, n° 976!; — (non Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 209).

RIVULARIA TEREBRALIS Kützing, *Tabulæ phycol.*, II, p. 20, tab. 62, fig. II, 1852; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 206; — Winter in Wittrock et Nordstedt, *Algæ aquæ dulcis exsiccatæ*, n° 387 (planta junior)!

RIVULARIA MINUTA Rabenhorst, *Algen*, n° 143, 1852, et n°s 416 et 1895!; — (non Kützing).

PHYSACTIS PISUM Rabenhorst, *Algen*, n° 236, 1852, et n° 870!; — (non Kützing).

SCLEROTHRIX ROUSSELIANA Montagne, *Huitième Centurie de plantes cellulaires nouvelles* (*Ann. des sc. nat.*, Bot., 4e série, VI, p. 184, 1856)!, e specim. authent. in herb. Mus. Par.!

RIVULARIA BORYANA Suringar, *Observationes phycologicæ in floram Batavam*, p. 34, tab. 3, fig. B (pro parte), 1857 (non tab. 3, A).

GLŒOTRICHIA LENTICULA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 204, 1865.

GLŒOTRICHIA DURISSIMA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 204, 1865.

GLŒOTRICHIA PARVULA, b. *Westendorpii* Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 205, 1865.

GLŒOTRICHIA PYGMÆA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 206, 1865.

RIVULARIA MUTILA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 207, 1865.

RIVULARIA VILLOSA Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 207, 1865; *Algen*, n° 2184!

RIVULARIA CARTILAGINEA Wood, *Prodromus of a Study of the fresh-water Algæ of eastern North-America*, p. 128, 1869; *Contribution to the History of the fresh-water Algæ of North-America* (*Smithsonian Contributions to Knowledge*, p. 47, tab. 2, fig. IX).

RIVULARIA ECHINULUS Areschoug, *Algæ scandinavicæ exsiccatæ*, ser. II, n° 375, 1872!

GLŒOTRICHIA PISUM forma parvula Wittrock et Nordstedt, *Algæ aquæ dulcis exsiccatæ*, n° 188, 1878!

RIVULARIA FLUITANS Cohn in *Hedwigia*, 1878, p. 1; — Bornet et Flahault in *Bullet. de la Soc. bot. de France*, XXXI, p. 76.

RIVULARIA FLOS AQUÆ Ch. Gobi in *Hedwigia*, 1878, p. 37; — Bornet et Flahault in *Bullet. de la Soc. botan. de France*, XXXI, p. 76.

Fronde minuta, 1-2 millim., interdum centimetrum lata, globosa, nigro-viridi, dura; filis confertis, pressione haud facile secedentibus; trichomatibus 4-7 μ crassis, olivaceis, in pilum productis; articulis subquadratis; sporis 1-4 decimillim. longis, 9-15 μ crassis, vagina cum tegumento proprio sporæ concreta. (v. v.)

Hab. ad plantas submersas, nonnunquam libere natans in aquis tranquillis Sueciæ (Areschoug!), Britanniæ (Harvey!), Belgiæ!, Galliæ! septentrionalis et occidentalis, Germaniæ (Kützing, Al. Braun!), Helvetiæ (Wartmann!), Austriæ et Hungariæ (Grunow!), Italiæ superioris (Passerini!), Americæ fœderatæ (Farlow!), Brasiliæ, Japoniæ et Indiæ orientalis (herb. Lenormand!).

2. G. **Rabenhorstii** Bornet

n Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, II, p. 171, 1880.
LIMNACTIS DURA Rabenhorst, *Algen*, n° 554, 1855!; — (non Rabenhorst, *Algen*, n° 235 nec 1451; nec Trevisan).

Fronde minuta millim. lata, globosa, solida, æruginea; filis laxe consociatis, pressione facile secedentibus; trichomatibus 7-9 μ crassis, saturate ærugineis, in pilum brevem productis; articulis diametro brevioribus, disciformibus; sporis 1-4 decimillim. longis, sine vagina 12-13 μ, cum vagina 18-21 μ crassis; tegumento exteriori arcto, luteo, superficie lævi. (v. s.)

Hab. ad Muscos in aquis turfosis Germaniæ propre Neudam (Itzigsohn!).

3. G. **salina** Rabenhorst

Kryptogamenflora von Sachsen, I, p. 101, 1863; *Flora europ. Algar.*, II, p 202
RIVULARIA ANGULOSA Kützing, *Algarum aq. dulc. Decades*, n° 90, 1834!; — (non Kützing, *Phycologia generalis*, p. 238; nec *Species Algarum*, p. 336; nec *Tabulæ phycologicæ*, II, p. 22, tab. 67, fig. II).
RIVULARIA SALINA Kützing, *Phycologia generalis*, p. 238, 1843; *Species Algar.*, p. 336; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 67, fig. III, e specim. authent. in herb. Lenormand!
RIVULARIA BORYANA, β FLACCIDA Suringar, *Observationes phycologicæ ad floram Batavam*, p. 34, tab. 3, A (non tab. 3, B), 1857; e specim. authent. in herb. Lenormand!
RIVULARIA MARCUCCIANA de Notaris in *Erbario crittogamico italiano*, n° 1331!; *Hedwigia*, V, p. 107, 1866.
GLŒOTRICHIA MARCUCCIANA Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, II, p. 170, 1880.

Fronde globosa usque ad 2 cent. lata; adulta cava, olivaceo-fuscescente; filis laxe consociatis; trichomatibus 7-9 μ crassis, olivaceis, in pilum crassum attenuatis; articulis inferioribus sphærico-depressis vel oblongis; sporis 40-150, sæpius 100 μ longis, sine vagina 12-15 μ, cum vagina 18-21 μ crassis; vaginis supra sporam breviter tubulosis truncato-ampliatis, superficie lævi. (v. s.)

Hab. in lacu salso Germaniæ ad Mansfeld (Kützing!) et Austriæ ad Feldsberg (Grunow!); ad plantas aquaticas Italiæ

superioris (Selva Pisana, Erbario crittogamico italiano, n° 1331 !); in Nova-Caledonia (Grunow!).

4. G. punctulata Thuret

Essai de classification des Nostochinées (*Ann. des sc. nat.*, Bot., 6e série, I, p. 382, 1875); Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, II, p. 168 et tab. XLII; — Le Jolis, *Algues mar. de Cherbourg*, n° 251!

Fronde globosa usque ad 2 centim. lata, demum cava, sordide olivaceo-fusca, molli; filis laxe consociatis, pressione facile secedentibus; trichomatibus 6-7 μ latis, pallide olivaceis, in pilum brevem productis; articulis sphærico-depressis vel oblongis; sporis 100-110 μ longis, sine vagina 15-18 μ, cum vagina 20 25 μ crassis; tegumento exteriori arcto, superficie minute granuloso aspero. (v. v.)

Hab. ad plantas submersas vel natans in aquis subsalsis Galliæ prope Cherbourg!

5. G. natans Rabenhorst

Deutschlands Kryptogamen-Flora, p. 90, 1847; — Thuret, *Essai de classification des Nostochinées* (*Ann. des sc. nat.*, Bot., 6e série, I, 1875, p. 382); — Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien, Algen*, p 221.

Tremella natans Hedwig, *Theoria generationis et fructificationis plantarum cryptogamicarum Linnæi*. p. 218, tab. 36, fig. VII-VIII, 1798.

Ulva pruniformis, *English Botany*, tab. 968, 1802.

Rivularia angulosa Roth, *Neue Beiträge zur Botanik*, p. 283, 1802; — Agardh, *Systema Algar.*, p. 26, e specim. authent. in herb. Thuret!; — Naccari, *Algologia adriatica*, p. 15; — Harvey in Hooker's *British Flora*, II, p. 394; *A Manual of the British Algæ*, p. 153; — Kützing, *Phycologia generalis*, p. 238; *Species Algar.*, p. 336; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 12, tab. 67, fig. II (bona); — Rabenhorst, *Algen*, n°s 648, 931!; — de Bary, *Beitrag zur Kenntniss der Nostocaceen, insbesondere der Rivulariaceen* (*Flora*, 1863, p. 553, tab. 7) (fig. bona); — Lloyd, *Algues de l'Ouest de la France*, n° 97!; — (non Kützing, *Algar. aq. dulc. Dec.*, n° 90).

Lingkia natans Lyngbye, *Hydrophytologia danica*, p. 196, tab. 67, A, 1819.

Gaillardotella natans Mougeot, *Stirpes vogeso-rhenanæ*, fasc. VIII, n° 796!, 1823.

Linckiella natans Gaillon, *Tableaux synoptiques et méthodiques des genres des Nématoaires*, 1833, p. 29; — Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, sér. I, fasc. XVI, n° 751!

Rivularia natans Welwitsch, *Synopsis Nostochinearum Austriæ inferioris*, p. 17, 1836.

Limnactis Lyngbyana Kützing, *Phycologia generalis*, p. 237, 1843; *Species Algar.*, p. 336; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 21, tab. 64, fig. III; — Rabenhorst, *Algen*, n° 794!; *Flora europ. Algar.*, II, p. 211.

Rivularia Lyngbyana Kützing, *Phycologia generalis*, p. 238, 1843; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 69, fig. I; — Rabenhorst, *Algen*, n° 932!

Rivularia Brauniana Kützing, *Phycologia generalis*, p. 238, 1843; *Species Algar.*,

p. 336; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 68, fig. I; — Roemer, *Die Algen Deutschlands, p. 29.*

Rivularia Sprengeliana Kützing, Phycologia generalis, p. 239, 1843; *Tabulæ phycolog., II, p. 22, tab. 69, fig. III (bona); e specim. authent. in herb.* Lenormand (pro parte!); — Roemer, *Die Algen Deutschlands*, p. 29, fig. 119; — Rabenhorst, *Algen*, n° 793!; — (non Rabenhorst, *Algen*, n° 1125).

Rivularia minuta Kützing, *Phycologia generalis*, p. 239, 1843; *Species Algar.*, p. 337; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 70, fig. II; e specim. authent. in herb. Lenormand!; — Roemer, *Die Algen Deutschlands*, p. 29; — Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, sér. I, fasc. XXXIII, n° 1601!; — (non Rabenhorst).

Raphidia natans Trevisan, *Le Alghe del Tenere Udinese*, p. 18, 1844.

Rivularia gigantea Roemer, *Die Algen Deutschlands*, p. 29, 1845; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamen-Flora*, p. 93; *Flora europ. Algar.*, II, p. 201; *Algen*, n° 211!; — Kützing, *Species Algar.*, p. 336; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 23, tab. 67, fig. I; —Fischer, *Beiträge zur Kenntniss der Nostochaceen und Versuch einer natürlichen Eintheilung derselben*, p. 19, fig. V.

Physactis saccata Roemer, *Die Algen Deutschlands*, p. 31, 1845; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamen-Flora*, p. 90; — Kützing, *Species Algar.*, p. 333; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 19, tab. 30, fig. IV, e specim. authent. in herb. Lenormand!

Raphidia angulosa Hassall, *A History of the British fresh-water Algæ*, p. 264, tab. 64, fig. 1 et 4, 1845.

Physactis chalybea Kützing, *Botanische Zeitung*, 1847, p. 178, n° 148; *Species Algar.*, p. 334; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 20, tab. 61, fig. II; — Rabenhorst, *Algen*, n° 245 (planta junior, valde dubia).

Physactis Pisum Kützing, *Species Algar.*, p. 333, 1849; — (non Rabenhorst).

Rivularia rigida Kützing, *Species Algar.*, p. 336, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 68, fig. III; — Rabenhorst, *Algen*, n° 1837!

Rivularia Boryana Kützing, *Species Algar.*, p. 336, 1849; — *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 68, fig. II, e specim. authent. in herb. Lenormand!; — Westendorp et Wallays, *Herbier cryptogamique de Belgique*, n° 1097!

Rivularia minor Kützing, *Species Algar.*, p. 337, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 69, fig. IV; — Rabenhorst, *Algen*, n° 295 (pl. junior).

Rivularia Hedwigiana Kützing, *Species Algar.*, p. 337, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 22, tab. 68, fig. IV.

Physactis Pisum β saccata Rabenhorst, *Algen*, n° 36! 1850.

Physactis spirifera Rabenhorst, *Algen*, n° 316! 1853.

Rivularia Brebissoniana Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, sér. II, fasc. III, n° 143!, 1854

Rivularia insignis Rabenhorst, *Algen*, n° 1452!, 1863.

Rivularia lacustris Cramer in Wartmann et Schenk, *Schweizerische Kryptogamen in Hedwigia*, III, p. 60, 1863.

Gloeotrichia parvula Nave, *Vorarbeiten zu einer Kryptogamenflora*, I, Algen, p. 41, 1864; — Rabenhorst, *Algen*, n° 2539!; *Flora europ. Algar.*, II, p. 205.

Gloeotrichia Brauniana Nave, *Vorarbeiten zu einer Kryptogamenflora*, I, Algen, p. 41, 1864; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 202; Areschoug, *Algæ scandinavicæ exsiccatæ*, ser. II, n° 374!

Gloeotrichia angulosa Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 201, 1865; — Wood, *Contributions to the History of the fresh-water Algæ of North-America (Smithsonian Contributions to Knowledge*, 1872, p. 47.

Gloeotrichia Boryana Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 201, 1865; — Areschoug, *Algæ scandinavicæ exsiccatæ*, ser. II, n° 373!

Gloeotrichia gigantea Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 201, 1865.

Gloeotrichia Brebissoniana Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 203, 1865.

Gloeotrichia Sprengeliana Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 203, 1865.

Gloeotrichia minor Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 204, 1865.

Gloeotrichia Sprengelii Reinsch, *Die Algenflora des mittleren Theiles von Franken*, p. 50, 1867.

Gloeotrichia incrustata Wood, *Prodromus of a Study of the fresh-water Algæ of*

eastern North-America, p. 127, 1869; *Contribution to the History of the fresh-water Algæ of North-America* (*Smithsonian Contributions to Knowledge*, 1872), p. 45 tab. 3, fig. IV (synon. dubium).

Fronde globosa usque ad 10 centim. lata, bullata, cava, sordide olivaceo-viridi, molli ; filis laxe consociatis, pressione facile secedentibus ; trichomatibus 7-9 μ crassis, olivaceis, in pilum crassum attenuatis; articulis inferioribus doliiformibus æque longis ac crassis, superioribus diametro brevioribus; sporis 40-250 μ longis, sine vagina 10-18 μ crassis; tegumento exteriori sæpe amplo, usque ad 40 μ dilatato, transverse undulato plicato, hyalino vel fuscescente, superficie lævi. Videtur biennis. (v. v.)

Hab. ad plantas submersas vel natans in fossis et stagnis torfaceis Sueciæ (Agardh !), Daniæ (Lyngbye !), Neerlandiæ (Suringar !), Belgiæ !, Galliæ ! septentrionalis et occidentalis, Germaniæ (Mertens, Al. Braun, Itzigsohn !), Austriæ et Hungariæ (Grunow !), Istriæ (Hauck !) et Americæ fœderatæ (Wolle !).

SPECIES INQUIRENDA

Glœotrichia Kurziana Zeller in Kurz, *Algæ collected in Arracan* (*Journal of Asiatic Society of Bengal*, p. 181, 1873).

SPECIES EXCLUDENDA

Glœotrichia parasitica Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 205, 1865 = *Calothrix parasitica* Thuret.

2. *Brachytrichieæ*

X. — Brachytrichia Zanardini

Phycearum indicarum Pugillus, p. 24, 1872.

Nostoc, Rivularia, Physactis, Hormactis spec.

Frons initio solida, demum cava, filis nostochineis, in gelatina nidulantibus farcta. Fila flexuoso-curvata, parallela, sursum attenuata et in apicem piliformem desinentia, ramo-

sissima. Pseudo-rami nunc *Scytonematum* modo gemini liberi, nunc sursum simplices basi cruribus duobus divergentibus suffulti. Vaginæ in junioribus distinctæ, tubulosæ, demum confluentes obsoletæ. Heterocystæ intercalares sine ullo ordine positæ.

Plusieurs des genres établis parmi les Nostochinées, même à une époque récente, ont été décrits d'une manière tellement insuffisante ou inexacte, qu'il est à peu près impossible de les reconnaître lorsqu'on n'a pas d'échantillions authentiques. Le genre *Brachytrichia* Zanardini en est un exemple. Il est indubitable que ce genre fait double emploi avec celui que Thuret a établi sous le nom d'*Hormactis*, les échantillons le prouvent. Mais comment retrouver la structure si particulière de ce genre dans une description où il est dit que les filaments sont simples alors qu'ils sont rameux, que les hétérocystes sont basilaires, tandis qu'ils sont intercalés dans la longueur des trichomes?

SPECIERUM CLAVIS ANALYTICA

Thallus fuscus, usque ad 6 millim. crassus..... 1. *B. Balani.*
Thallus obscure viridis, bullatus, 5 centim. crassus..... 2. *B. Quoyi.*

1. B. Balani

PHYSACTIS LLOYDII Crouan, *Bulletin de la Soc. bot. de France*, VII, p. 836, 1860; — Kützing, *Diagnosen und Bemerkungen zu 73 neuen Algenspecies* (öffentlichen Prüfung sämmtlicher Klassen der Realschule zu Nordhausen), p. 9.
RIVULARIA BALANI Lloyd, *Algues de l'Ouest de la France*, n° 303!, 1860.
RIVULARIA LLOYDII Crouan, *Florule du Finistère*, p. 117, 1867.
HORMACTIS BALANI Thuret, *Essai de classification des Nostochinées* (*Ann. des sc. nat.*, Bot., 6e série, I, 1875, p. 382).

Fronde parva, usque ad 6 millim. lata, atra vel fuscescente; trichomatibus 5-6 μ crassis ad paginam internam frondis laxius complicatis, flexuoso-curvatis, torulosis; cellulis valde irregularibus, modo sphæricis vel oblongis, modo disciformibus diametro triplo brevioribus; heterocystis cellulis cæteris majoribus. Hormogoniis 3-4 seriatis, 20-25 μ longis. (v.v.)

Hab. ad Balanos et ad rupes marinas subemersas vehementiori fluxu expositas, nec non intra frondes *Codiorum* et *Nemalionis lubrici* ad oras Galliæ atlanticæ (Cherbourg, Croi-

sic, Arcachon, etc.) et Mediterraneæ (Collioure, Antibes!); ad littora Algeriensia (Debray!).

2. B. Quoyi

NOSTOC QUOYI Agardh, *Systema Algar.*, p. 22, 1824, e specim. authent.!
BRACHYTRICHIA RIVULARIOIDES Zanardini, *Phycearum indicarum Pugillus*, p. 24, tab. X, A, fig 1-4, 1872.
RIVULARIA NITIDA? Farlow, *List of the marine Algæ of the United-States*, p. 25, 1876.
HORMACTIS FARLOWII Bornet in Farlow, Anderson et Eaton, *Algæ exsiccatæ Americæ borealis*, n° 45, 1876.
HORMACTIS QUOYI Bornet in Farlow, *The marine Algæ of New-England*, p. 39, 1881.

Fronde magna, usque ad 5 centimetra lata, plicato-expansa et bullata, confluente, atro-viridi; structura prioris. (v. s.)

Hab. ad oras atlanticas Americæ fœderatæ (Farlow!) in oceano Pacifico ad Californiam (Grunow!), ad insulas Mariannas (Gaudichaud!), ad Borneo (Saràwak, Beccari!), in mari Indico ad Ceylonam (Ferguson!).

Cette espèce remplace le *Rivularia bullata* sur la côte atlantique des États-Unis (voy. Farlow, *Marine Algæ*, etc., p. 39).

(*A suivre.*)

TABLE DES ARTICLES

CONTENUS DANS CE VOLUME.

ORGANOGRAPHIE, ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE VÉGÉTALES.

Épaississement des parois des éléments parenchymateux, par M. Baranetzki..... 135
Sur la pollinisation et ses effets chez les Orchidées, par M. L. Guignard. 202
Recherches sur les organismes inférieurs, par M. P.-A. Dangeard..... 241

MONOGRAPHIES ET DESCRIPTIONS DE PLANTES.

Étude sur l'organisation et la distribution géographique des Plombaginacées, par M. P. Maury..... 5
Revision des Nostocacées hétérocystées contenues dans les principaux herbiers de France, par MM. Ed. Bornet et Ch. Flahault (*deuxième fragment*)..... 343

TABLE DES MATIÈRES

PAR NOMS D'AUTEURS.

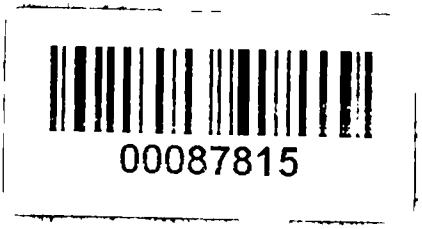
	Pages.
BARANETZKI. — Épaississement des parois des éléments parenchymateux	135
BORNET (Ed.). — Revision des Nostocacées hétérocystées contenues dans les principaux herbiers de France (*deuxième fragment*)	343
DANGEARD (P.-A.). — Recherches sur les organismes inférieurs.	211
FLAHAULT (Ch.). — Voy *Bornet*.	
GUIGNARD (L.). — Sur la pollinisation et ses effets chez les Orchidées	202
MAURY (P.). — Étude sur l'organisation et la distribution géographique des Plombaginacées	5

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Planches 1 à 5. — Structure des Plombaginacées.
Planche 6. — Distribution géographique des Plombaginacées.
Planches 7 et 8. — Épaississement des membranes cellulaires.
Planches 9 et 10. — Pollinisation chez les Orchidées.
Planches 10 à 14. — Organismes inférieurs (Vampyrellées, Chytridinées, etc.).

5751. — BOURLOTON. — Imprimeries réunies, A, rue Mignon, 2, Paris.



Digitized with financial assistance from the
Government of Maharashtra
on 18 July, 2018